

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Katedra ekologie



Hnízdní parazitismus poláka velkého - proteomická analýza

Diplomová práce

Bc. Adéla Petrželková

Školitel: RNDr. David Hořák, Ph.D.

Praha, 2011

Charles University in Prague

Faculty of Science

Department of Ecology



Brood parasitism in Common Pochard - a proteomic analysis

Diploma thesis

Bc. Adéla Petrželková

Supervisor: RNDr. David Hořák, Ph.D.

Prague, 2011

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

Adéla Petrželková

V Praze, 28.8.2011

Poděkování

Děkuji svému školiteli RNDr. Davidovi Hořákovi, Ph.D. za odborné vedení mé diplomové práce, za mnoho cenných rad a konstruktivních připomínek. Dále děkuji též Doc. Mgr. Tomášovi Albrechtovi, Ph.D. a Mgr. Petrovi Klvaňovi za jejich práci, kterou odvedli v terénu na Třeboňsku, na které jsem se nemohla podílet, a za pomoc a příjemnou spolupráci při terénní práci v Poodří. Také bych ráda poděkovala Katedře zoologie, která mi poskytla zázemí pro laboratorní práci.

Velké díky patří mé rodině, která mě vždy podporovala a pomáhala překonat obtíže, se kterými jsem se potýkala nejen v průběhu studia na vysoké škole. Také děkuji svým přátelům, kteří se mnou vydrželi, i navzdory mým proměnlivým náladám.

Diplomová práce vznikla za finanční podpory Grantové agentury AV ČR,
projekt č. KJB 601110803.

Abstrakt

Vnitrodruhový hnízdní parazitismus (VHP) je situace, kdy samice (parazit) klade vejce do hnízda jiné samice (hostitele) stejného druhu. Hnízdo poté opouští a neposkytuje následnou rodičovskou péči, tj. inkubaci a péči o mláďata. Rozeznat parazitické vejce nebo mláďe od hostitelského je obtížné, jelikož morfologické rozdíly nejsou příliš zřetelné. VHP byl zaznamenán u více než 234 druhů ptáků a jeho frekvence se liší jak mezi druhy, tak mezi populacemi jednoho druhu. Hlavním cílem mé diplomové práce bylo popsat míru parazitismu u dvou studovaných populací poláka velkého (*Aythya ferina*). Terénní práce probíhaly v průběhu let 2004-2006 v Biosférické rezervaci Třeboňsko a v letech 2008-2010 v CHKO Poodří. Odhalila jsme relativně vysokou míru VHP, která na Třeboňsku odpovídala 72 % (41) hnízd a 32 % (165) vajec a v CHKO Poodří 93 % (39) hnízd a 37 % (153) vajec. Na Třeboňsku byl celkový průměrný počet vajec ve snůšce zhruba 9 a průměrná velikost snůšky bez parazitických vajec byla zhruba 6. V Poodří byla průměrná velikost snůšky 10, bez parazitických vajec 6. Průměrný počet parazitických vajec v hníždě byl tedy 3 resp. 4. Dále bylo prokázáno, že parazitické snůšky jsou větší než snůšky, které parazitované nebyly. V CHKO Poodří klesal počet hostitelských vajec ve snůšce v závislosti na počtu parazitických vajec ve snůšce. Počet parazitických samic aktivních v jednom hníždě byl od 1 do 7 v obou lokalitách a průměrně jedno hnízdo parazitovaly 2 resp. 3 samice. Byl prokázán pozitivní vztah frekvence parazitických vajec na úrovni rybníků v Biosférické rezervaci Třeboňsko. Frekvence parazitických hnízd v průběhu hnízdní sezony v Biosférické rezervaci Třeboňsko odpovídala proporci započatých snůšek v jednotlivých týdnech.

Klíčová slova: Vnitrodruhový hnízdní parazitismus, polák velký, *Aythya ferina*, proteinový fingerprinting

Abstract

Conspecific brood parasitism (CBP) is a situation, when female (a parasite) lays egg or eggs in a nest of other conspecific female (a host). Then she leaves the nest and doesn't provide any subsequent parental care, such incubation and care for young. To distinguish between parasitic and host egg or young could be difficult, because there are not obvious morphological differences. CBP was documented in more than 234 species and its frequency is different between species, but also between population of the same species. The main aim of my master thesis was to describe the degree of parasitism in two population of Common Pochard (*Aythya ferina*). The field work was carried out from 2004-2006 in Třeboň Biosphere Reserve and from 2008-2010 in Poodří Landscape Protected Area. We found that the degree of CBP is relatively high. In Třeboň was found 72 % (41) of parasitized nests and 32 % (165) of parasitic eggs and in Poodří 93 % (39) of parasitized nests and 37 % (153) of parasitic eggs. The mean number of eggs per clutch was around 9 and mean number of host eggs per clutch was 6 in Třeboň. The mean number of eggs per clutch in Poodří was about 10, and the mean number of host eggs was also about 6. The mean number of parasitic eggs per clutch was 3 resp. 4. It was also found, that parasitized nests are bigger than unparasitized nests and that in Poodří Landscape Protected Area the number of host eggs in the clutch significantly decrease with the number of parasitic eggs in the clutch. The number of parasitic females involved in one nest was from 1 to 7 in both populations. The mean number of parasitic females in one clutch was 2 resp. 3. I found significant positive relationship between the frequency of parasitic eggs and breeding density at the level of ponds in Třeboň Biosphere Reserve. The frequency of parasitized nests was in accordance with proportion of initiated nests during the breeding season in Třeboň.

Keywords: Conspecific brood parasitism, Common Pochard, *Aythya ferina*, protein fingerprinting

Obsah

1. Úvod.....	8
1. 1. Co ovlivňuje míru vnitrodruhového hnízdního parazitismu?.....	8
1. 2. Cena parazitice pro hostitelskou samici a její chování.....	9
1. 3. Rozhodnutí samice, zda parazitovat.....	10
1. 4. Určování vnitrodruhového hnízdního parazitismu.....	11
2. Metodika.....	13
2. 1. Studovaná oblast.....	13
2. 2. Odebírání vzorků.....	14
2. 3. Odebírání bílku, elektroforéza.....	15
2. 4. Vyhodnocování hnízdního parazitismu.....	16
2. 5. Data a jejich statistické zpracování.....	17
3. Výsledky.....	20
3. 1. Celkový počet hnízd a vajec.....	20
3. 2. Frekvence parazitismu v Biosférické rezervaci Třeboňsko.....	21
3. 3. Frekvence parazitismu v CHKO Poodří.....	24
3. 4. Vliv hnízdní hustoty na parazitismus v Biosférické rezervaci Třeboňsko.....	29
3. 5. Vliv hnízdní hustoty na parazitismus v CHKO Poodří.....	32
3. 6. Průběh hnízdní sezony a načasování parazitizmu v Biosférické rezervaci Třeboňsko.....	34
3. 7. Průběh hnízdní sezony a načasování parazitizmu v Biosférické rezervaci Poodří.....	43
4. Diskuze.....	50
4. 1. Frekvence hnízdního parazitismu.....	51
4. 2. Velikost snůšky.....	53
4. 3. Investice do parazitického vejce.....	54
4. 4. Průběh hnízdní sezony.....	55
5. Závěr.....	56
6. Seznam použité literatury.....	57

1. Úvod

Vnitrodruhový hnízdní parazitismus (dále jen VHP) je alternativní reprodukční strategie, tedy možnost, jak jedinec může zvýšit své fitness alternativně ke klasickému hnízdění (Taborsky et al. 2008). Dlouhou dobu byla pozornost směřována především k alternativním reprodukčním strategiím samců (mimo-párové paternity; Griffith et al. 2002, Petrie a Kempenears 1998), ale poslední dobou se ukazuje, že i samičí alternativní reprodukční strategie mohou mít evolučně-ekologický význam, a že VHP není jen výsledkem náhody (Lyon a Eadie 2008). Vnitrodruhový hnízdní parazitismus nastává, pokud samice (parazit) snese vejce do hnízda jiné samice (hostitele) stejného druhu a poté toto hnízdo opouští. Tím pádem neposkytuje následnou rodičovskou péči a šetří tak energetické náklady, které jsou s ní nevyhnutelně spjaty (Yom-Tov 1980). Toto chování se nevyskytuje pouze u ptáků, kterými se budu následně zabývat, ale i v dalších živočišných říších jako jsou hmyz, ryby a obojživelníci (Field 1992, Brockmann 1993, Wisenden 1999, Zink 2000, Tallamy 2005).

1. 1. Co ovlivňuje míru vnitrodruhového hnízdního parazitismu?

Frekvence VHP se liší jak mezi různými taxony, tak mezi populacemi stejného druhu. U ptáků můžeme sledovat jeho rozdílný výskyt především mezi druhy altriciálními a prekociálními. U altriciálních se nevyskytuje příliš často. Byl zaznamenán u brodivých (Ciconiiformes, 5% druhů) a pěvců (Passeriformes, 1%) a v menší míře u dalších řádů. Oproti tomu u prekociálních druhů je znám u většího množství druhů: vrubozobí (Anseriformes, 46%), potápky (Podicipediformes, 29%), hrabaví (Galliformes, 12%), dlouhokřídlí (Charadriiformes, 5%) a krátkokřídlí (Gruiformes, 4%, Yom-Tov 2001).

Vysvětlení proč se VHP objevuje relativně častěji mezi prekociálními druhy může být několik. (1) Většina druhů s prekociální péčí o mláďata má větší snůšky než stejně velké altriciální druhy (Ar a Yom-Tov 1978). (2) Samice prekociálních druhů začínají inkubovat vejce až poté, co je jejich snůška kompletní, což znamená, že je hnízdo delší dobu opuštěné a tím pádem je zde větší prostor pro jeho parazitaci (Andersson 1984, Saylor 1992, Lyon a Everding 1996). (3) Dále se také předpokládá, že rodičovská péče u prekociálních druhů není

tak energeticky náročná jako u druhů altriciálních a hostitel ji proto může spíše tolerovat (Sorenson 1992).

I další faktory mohou mít vliv na VHP a mohou ovlivňovat jeho míru. Větší frekvence parazitismu je očekávaná u koloniálních druhů, jelikož se tak zvyšuje pravděpodobnost, že samice nalezne hnízdo, které může parazitovat (Andersson 1984). V této souvislosti může mít také vliv hnízdní hustota. Bylo prokázáno, že u některých druhů jako například kajka mořská (*Somateria mollissima*, Robertson et al. 1992, Waldeck et al. 2004), roste frekvence parazitismu s vyšší hnízdní hustotou. Stejně tak míra parazitace může stoupat, pokud existuje nějaký limitující faktor například místo k hnízdění. O to mohou soupeřit např. ptáci, kteří hnízdí v dutinách jako hohol severní (*Bucephala clangula*, Eadie a Fryxel 1992) nebo kachnička karolínská (*Aix sponsa*, Semel a Sherman 1986, Semel a Sherman 2001). V řádu Anseriformes bylo prokázáno, že parazitismus je častější u druhů koloniálních a druhů, které hnízdí v dutinách (Beauchamp 1997).

1. 2. Cena parazitice pro hostitelskou samici a její chování

Jedním z důvodů, proč se větší míra VHP vyskytuje neúměrně více u vrubozobých oproti jiným taxonům (Eadie a Lyon 1998) je fakt, že jejich mláďata jsou prekociální, a proto se předpokládá, že jejich náklady na rodičovskou péči jsou nízké (Larsson et al. 1995). Rodičovská péče u těchto druhů zahrnuje především energii investovanou do vajec před vylíhnutím, jako je jejich produkce a inkubace, a vodění mláďat za potravou a jejich ochrana před predátory (Öst et al. 2007). Zároveň se uvažuje, že ani přidání dalších vajec do snůšky neovlivní přežívání vajec ani mláďat u těchto druhů (Rohwer 1985). Pokud by ale parazitace pro hostitele neznamenal ztráty, nemluvilo by se již o parazitismu (Lyon a Eadie 2008).

Existuje několik příkladů, kdy parazitismus negativně ovlivní samici nebo její potomky. V průběhu parazitického chování může samice vytlačit hostitelské vejce ze snůšky, nebo je zničit (Lombardo et al. 1989, Sorenson 1998). Větší snůška může znamenat nerovnoměrnou inkubaci vajec v hnízdě, a tak může být negativně ovlivněna jejich líhivost (Semel a Sherman 2001, Weigmann a Lamprecht 1991). Také pravděpodobnost, že mláďe hostitele dosáhne dospělosti, se může snižovat (Lyon et al. 2002). Stejně tak větší snůška může znamenat delší dobu inkubace, čímž se zvyšuje riziko její predace (Nielsen et al.

2006a). Větší fyziologické nároky spojené s inkubací a rodičovskou péčí mohou ovlivnit budoucí přežívání samic (Brown a Brown 1998). Dále inkubace větší snůšky může způsobit poruchy imunitní funkce (Hansen et al. 2005) a snížit pravděpodobnost budoucí reprodukce (Milnoff et al. 2004).

Uvažuje se i o možných výhodách pro hostitele. Může to být tzv. rozředění predačního risku, kdy větší počet jedinců ovlivní pravděpodobnost predace každého z nich (Eadie et al. 1988), nebo lepší sociální postavení větší rodiny (Loonen et al. 1999). Pokud je parazitická samice příbuzná svému hostiteli, může to znamenat nárůst její inkluzivní fitness (Andersson 1984, 2001, López-Sepulcre a Kokko 2002). Příbuznost byla např. prokázána u kajky mořské (Waldeck a Andersson et al. 2008) a kachničky karolínské (Nielsen et al. 2006c).

Jedno z vodítek, zda je parazitismus pro hostitele nevýhodný, může být reakce na přítomnost cizího vejce nebo samice v hnízdě. Samice se s touto okolností může vyrovnat několika způsoby. (1) Může parazitované hnízdo opustit a energii ušetřit na další snůšku, nebo vůbec na přežití do dalšího roku. V experimentální studii bylo u poláka chocholačky (*Aythya fuligula*) prokázáno, že pokud přidáme více jak šest vajec do snůšky, samice pravděpodobně hnízdo opustí (Dugger a Blums 2001). (2) Pokud je samice schopná rozpoznat cizí vejce ve snůšce, může ho odstranit (Rothstein 1975). (3) Další možností je snížit produkci vlastních vajec, aby zvětšení snůšky bylo únosné (Waldeck a Andersson 2011). Jak se bude samice chovat, závisí do značné míry na tom, jestli je schopná parazitické vejce rozpoznat. U ptáků již bylo zaznamenáno, že některé druhy cizí vejce rozeznají (Lahti a Lahti 2002, Lyon 2007), což ale nemusí být pravidlem pro všechny (Saino a Fasola 1993, Hořák a Klvaňa 2009). Proto jsem si položila otázku, zda má parazitismus u poláka velkého nějaký vliv na hostitelskou snůšku.

1. 3. Rozhodnutí samice, zda parazitovat

Zda existují zisky pro hostitelské samice, které akceptují parazitická vejce, je stále diskutováno. Oproti tomu výhody, které může získat parazitická samice, jsou zcela zřetelné. Samice se tak vyhne nákladům na inkubaci a rodičovskou péči. energii, kterou tak ušetří, může investovat do většího množství vajec nebo lepšího přežívání (Brown a Brown 1998, Åhlund a Andersson 2001, Hartke et al. 2006). Sorenson (1991) vytvořil model, na základě

kterého se samice rozhoduje jaká je optimální investice do reprodukce podle stávajících ekologických podmínek. (1) Pokud jsou podmínky pro reprodukci špatné, samice se může zcela vzdát reprodukce. (2) Pokud nemá podmínky na vytvoření vlastního hnízda, může si zajistit alespoň nějakou fitness skrze parazitismus. (3) Dále může samice pouze hnízdit a (4) v poslední řadě může mít jak vlastní hnízdo, tak klást vejce paraziticky.

Hypotézy adaptivní funkce vnitrodruhového hnízdního parazitismu shrnuje ve své práci Lyon a Eadie (2008; dále rešerše Andersson 1984, Lyon 1993, Sorenson 1991). (1) „Best-of-a-bad-job“ hypotéza předpokládá, že samice kladou parazitická vejce, pokud nemohou hnízdit jinak, v závislosti na fenotypu (např. mladé nebo slabé samice) a podmínkách prostředí (limitující faktory např. nedostatek míst k hnízdění). (2) Pokud samice ztratí hnízdo v průběhu hnízdní sezony, může se přiklonit k parazitismu (což lze také považovat za „Best-of-byd-job“ strategii). V obou případech samice získají alespoň nějakou fitness a nepromrhají tak všechny potenciál v dané sezoně. (3) Hypotéza předpokládá celoživotní specialisty, kteří nezakládají vlastní hnízda a vejce kladou pouze do hnízd cizích. Tato strategie nebyla dosud potvrzena žádnými dostupnými studiemi (Lyon a Eadie 2008). (4) Poslední hypotéza navýšení plodnosti předpokládá, že samice, která má vlastní hnízdo, bude zároveň klást některá vejce do hnízd jiných samic. Taková samice může až zdvojnásobit vlastní reprodukci, jak bylo prokázáno u hohola severního (Åhlund a Andersson 2001).

„Best-of-a-bad-job“, nebo také „záchranná strategie“ předpokládá, že slabé a mladé samice, nebo samice, které ztratili hnízdo, budou parazitovat na konci sezony (Eadie a Lyon 1998). Ráda bych tedy popsala, jak se mění míra parazitace v průběhu hnízdní sezony.

1. 4. Určování vnitrodruhového hnízdního parazitismu

Vnitrodruhový hnízdní parazitismus byl dříve považován za méně častý oproti mezidruhovému hnízdnímu parazitismu (dále jen MHP), kdy parazit klade vejce do hnízda jiného druhu (Payne 1977). Při VHP, na rozdíl od MHP, není jednoduché identifikovat vejce ani mláďata parazita, jelikož mezi nimi neexistují žádné jasné morfologické rozdíly (Eadie et al. 2010). Dříve používané tradiční metody jako přímé pozorování chování (Yom-Tov 1980) nebo přítomnost abnormálně veliké snůšky (Yom-Tov 1980, MacWhirter 1989) míru parazitismu značně podhodnocovali. I další metody, jako nalezení dvou nových vajec

v hnízdě během jednoho dne (Kendra et al. 1988, Semel et al. 1988, Lyon 1993), nebo objev nového vejce po ukončení snůšky (Lyon 1993) nám mohou naznačit přítomnost VHP, ale přesnost těchto metod je diskutabilní (McRae 1997, Gronstol et al. 2006). Proto bylo pro studium VHP velmi důležité zpřístupnění molekulárně genetických metod terénním biologům, ke kterému došlo během minulých 30 let, díky čemuž se za tu dobu výrazně zvýšil počet známých parazitických druhů. V roce 1980 byl VHP zaznamenán u asi 53 druhů ptáků (Yom-Tov 1980), zatímco dnes je už prokázán minimálně u 234 druhů (Yom-Tov 2001).

Zprvu používané biochemické analýzy vaječného bílku a polymorfismu proteinů vaječného žloutku (Kendra et al. 1988) jsou pro terénní práce nevhodné, jelikož vyžadovaly obětování celé snůšky (Andersson a Åhlund 2001). Průlomem bylo použití minisatelitů a mikrosatelitů DNA (McRae a Burke 1996, Gronstol et al. 2006) a proteinového fingerprintingu (Andersson a Åhlund 2001). Pro DNA analýzy je zapotřebí získat vzorky krve, tkáně nebo blán z vaječných skořápek po vylíhnutí mládřat a to může znamenat dostupnost pouze malého vzorku, jelikož během inkubace může dojít ke ztrátám z důvodu predace, nebo neúspěšného vývoje embrya (Anderholm et al. 2009, Kreisinger et al. 2010). Oproti tomu při proteinovém fingerprintingu můžeme odebrat vzorky bílku, jakmile samice snese vejce, a počet vzorků je proto větší a zároveň kompletnější (Andersson a Åhlund 2001, Anderholm et al. 2009). Z tohoto důvodu považujeme proteinový fingerprinting za vhodnější pro určení frekvence vnitrodruhového hnízdního parazitismu a používáme ho v naší studii.

Náš modelový druh je polák velký (*Aythya ferina*), což je semi-koloniální prekociální kachna se snůškou, která běžně obsahuje 8-10 vajec. Očekáváme u něj, že míra parazitismu bude vysoká. Ve své diplomové práci si kladu za cíl především popsat frekvenci parazitismu u tohoto druhu, a dále některé aspekty parazitismu, jako vliv na velikost hostitelské snůšky, vliv hnízdní hustoty na míru parazitismu a jaká je distribuce parazitismu v průběhu hnízdní sezony.

2. Metodika

2. 1. Studovaná oblast

Terénní práce probíhaly na dvou lokalitách. V letech 2004 až 2006 v jižních Čechách v Biosferické rezervaci Třeboňsko na rybnících Vlkovský a Krajina poblíž vesnice Vlkov nad Lužnicí (geografické souřadnice: N 49° 09' 03.43'', E 14° 43' 32.55''). A dále v letech 2008 až 2010 na severní Moravě v CHKO Poodří, kde byly vzorky odebrány na rybnících Dolní a Horní Bartošovický v blízkosti obce Bartošovice (N 49° 40' 14.00'', E 18° 3' 9.00'') a rybníku Bezruč u obce Jistebník (N 49° 45' 15.60'', E 18° 7' 54.84''). Zde, na chovných rybnících kaprů (*Cyprinus carpio*), se nacházejí ostrovy, na kterých hnízdí polák velký. Na Třeboňsku mělo námi studované prostředí, vhodné pro hnízdění poláka velkého, rozlohu zhruba 0,93 ha. Data nasbíraná z této lokality jsou ucelenější, jelikož zde bylo možné z důvodu menší rozlohy oblasti projít celý terén, a to jak pobřeží rybníků, tak ostrovy. Zároveň rybníky Vlkovský a Krajina jsou izolované od dalších populací poláka velkého, jelikož v okolí žádné další populace nehnízdí. Taková skutečnost snižuje pravděpodobnost, že zde budou parazitovat další samice z jiných populací a zvyšovat tak frekvenci parazitismu. Lokalita CHKO Poodří má však větší rozlohu a zároveň jsou od sebe rybníky vzdálenější, než tomu bylo na Třeboňsku. Nebylo proto možné zmapovat celou oblast tak důkladně, a proto jsme prohledali jen vhodné prostředí o rozloze zhruba 1,98 ha (viz Tabulka 1). Náhodný vzorek nám nicméně umožňuje dobře popsat parazitické chování této populace u samic, které hnízdili na ostrovech. Co se týče celkové hnízdní hustoty, je třeba zdůraznit, že populace, která hnízdí v Poodří, je větší než ta na Třeboňsku. Mnou udávaná hnízdní hustota proto bohužel není přesná. Tento fakt jsem zohlednila v Diskuzi.

Tabulka 1. Rozloha vhodného prostředí na jednotlivých ostrovech v Biosferické rezervaci Třeboňsko a CHKO Poodří

Lokalita Rybník Ostrov č.	Třeboňsko		Poodří		
	Krajina (m ²)	Vlkov (m ²)	Bezruč (m ²)	Dolní Bartošovický (m ²)	Horní Bartošovický (m ²)
1	783.17	250.1	404.31	1594.18	1712.84
2	2887.05	274.03	6133	885.28	3043.83
3		1059.83	1133.69		
4		266.4	918.03	851.07	
5		769.49	1120.81		
6		639.32	1993.75		
7		1060.09			
8		22.88			
9		860.49			
10		460.49			
celkem:	3670.22	5663.12	11703.59	3330.53	4756.67

2. 2. Odebírání vzorků

Odebírání vzorků probíhalo v hnízdním období poláka velkého v průběhu května a června mezi 10. – 17. hodinou. Hnízda se nacházela v husté vegetaci (zejména *Typha latifolia*, *Urtica spp.*, *Sambucus nigra*). Vyhledávali jsme je objížděním ostrovů na člunu a pozorováním míst, ze kterých samice vyplavaly nebo vylétly. Vegetaci v okolí určených míst jsme poté systematicky prohledali a lokalizovali hnízdo. Do analýz byly zahrnuty pouze snůšky, u kterých byla započata inkubace. Zaznamenali jsme jejich počet a rozměry (maximální délku a šířku). U snůšek nalezených před začátkem inkubace jsme pomocí pružinové váhy „Pesola“ (100g) a digitálních vah („Tanita“, typ 1479V) odhadovali i čerstvou hmotnost vejce s přesností na 0.5 g. Vejce se musí vážit na začátku inkubace, jelikož v jejím průběhu ztrácí na hmotnosti z důvodu odparu a z tohoto důvodu jsme starší vejce nevážili. Dále jsme prosvěcováním zjišťovali stáří vajec pomocí „candleru“ (Weller 1956). Pokud byla vejce ještě před začátkem nebo v průběhu prvních čtyř dnů inkubace, mohl být odebrán bílek pro analýzu parazitismu. Vzorky odebrané v pozdější fázi inkubace nejsou vhodné pro laboratorní zpracování a zároveň bychom tak mohli způsobit mortalitu embrya (Hořák nepublikovaná data, Andersson a Åhlund 2001, Waldeck et. al. 2004). Data na Třeboňsku

byla odebírána Davidem Hořákem, Petrem Klvaňou a Tomášem Albrechtem. Já jsem se terénní práce účastnila spolu s výše jmenovanými v Poodří (2008-2010).

2. 3. Odebírání bílku, elektroforéza

Bílek jsme odebírali vyvrtáním malého otvoru do skořápky vejce a nasátím přibližně 150 μ l proteinu pomocí injekční stříkačky. Otvor jsme poté zasypali malým množstvím sádry a přelepili vteřinovým lepidlem. Pokud tuto metodu provádíme šetrně a na začátku vývoje vejce (viz výše), líhivost vajec není ovlivněna (Andersson a Åhlund 2001, Hořák a Klvaňa nepublikované výsledky). Všechny vzorky jsme během terénní práce uchovávali na ledu (max. 3 hodiny), později umístily do tekutého dusíku. Vzorky jsme uskladnili v mrazicím boxu při $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Analýzu bílku jsme prováděli metodou proteinového fingerprintingu, která je založená na isoelektrické fokusaci v imobilizovaném pH gradientu (Andersson a Åhlund 2000). Používali jsme předpřipravené gely s gradientem pH mezi 4.0-7.0 a 5.0-6.0 („Immobiline Dry Plates“; © Amersham Pharmacia Biotech). Podmínky rehydratace, průběhu a stejně tak i barvení byly převzaty z práce Andersson a Åhlund (2001). Rehydratace trvala 2 hodiny v rehydratačním roztoku podle receptu (Tabulka 2). Následně probíhala elektroforéza („Multifor II. Systém“, zdroj „EPS 3501“; © Amersham Pharmacia Biotech) za těchto podmínek: 3000 V, 1 mA, maximální výkon 3 W a chladicí teplota $10\text{ }^{\circ}\text{C}$. Vzorky vejce z jednoho hnízda byly zpracovány vždy na jednom gelu, a pokud byly některé výsledky nečitelné nebo nejasné, provedli jsme analýzu opakovaně. Na jeden gel jsme podél katody aplikovali 27-31 vzorků o objemu 7 μ l a nechali pod napětím zhruba 6 hodin, v případě gelu o pH gradientu 4-7, nebo 12 hodin v případě gelu s pH gradientem 5-6. Po elektroforéze jsme vzorky fixovali v roztoku kyseliny trichlor-octové a 5-sulfosalicylové po dobu 30-60 minut, poté proplachovali 5 min v odbarvovacím roztoku (Tabulka 3) a následně barvili 6 minut v Coomassie R-250 zahřáté na $60\text{ }^{\circ}\text{C}$. Dále jsme gel několikrát promyli v odbarvovacím roztoku a nechali jsme ho v něm stát zhruba 24 hodin. Další den jsme gel opatrně setřeli vlhkým ubrouskem, abychom odstranili případné nečistoty či žmolky barvy a nakonec jsme ho nechali schnout opět zhruba 24 hodin. Laboratorní práci jsem prováděla já a David Hořák.

Tabulka 2. Recept na rehydratační roztok

Chemikálie:	Typ gelu C (4-7), E (5-6) (pH rozsah; „Immobiline Dry Plates“; © Amersham Pharmacia Biotech)
Tris, 2mM (ml)	15
Urea (g)	8
Glycerol 99.5% w/v, (ml)	5
Dithiothreitol, DTT (mg)	200
Carrier Ampholyt/Pharmalyte (pro gel typu C: pH 3-10 (μl)/ Pro gel typu E: pH 5-6 (μl))	150
Sample volume (μl)	7

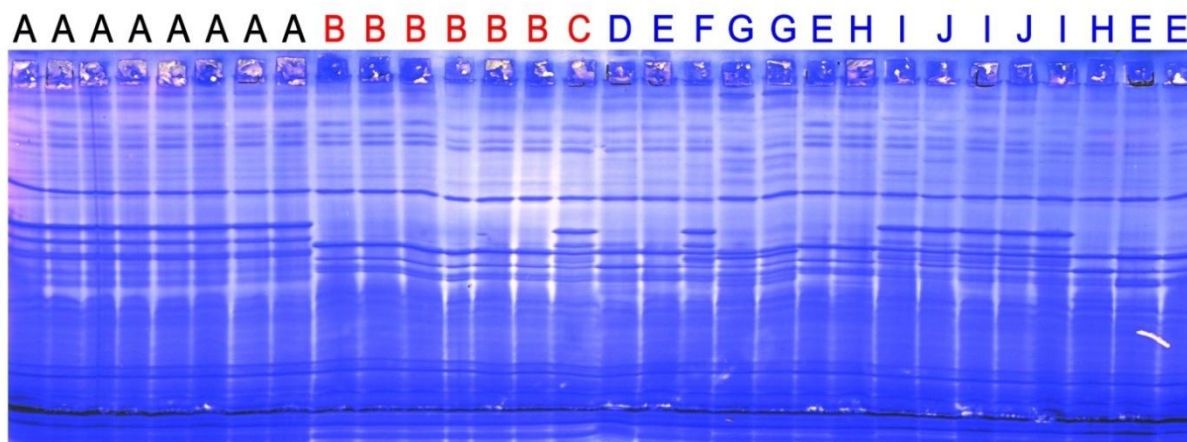
Tabulka 3. Recept na odbarvovací roztok

Chemikálie:	Pro 1 gel
Etanol (ml) a dH ₂ O (ml)	500 ml EtOH a 500 ml dH ₂ O
Kyselina octová (ml) a dH ₂ O (ml)	160 kyseliny octové a 840 ml dH ₂ O

2. 4. Vyhodnocování hnízdního parazitismu

Výsledek proteinového fingerprintingu je vzor proužků, který je charakteristický a opakovatelný pro jednotlivé samice (Obrázek 4.). Na tomto základě jsme určovali parazitická vejce. Pomocí oka, nikoli za použití softwaru, jsme sečetli všechny proužky, které byly s jistotou rozpoznatelné jako přítomné či nepřítomné. Pokud se dvě vejce lišila v přítomnosti jednoho a více proužků, byla určena jako odlišná. Jako hostitelská vejce byla určena ta, jejichž vzor proužků se ve snůšce vyskytoval s větší frekvencí. Toto hodnocení jsme převzali z práce Andersson a Åhlund (2001), která sledovala okroužkované samice hohola severního a parazitická vejce určovala podle proteinového fingerprintingu. V práci (Andersson a Åhlund 2001) bylo prokázáno, že odlišnost vajec v jednom proužku je dostatečná, a samice, která hnízdo inkubovala, měla nejvíc vajec ve snůšce. Pokud byl v hnízdě nalezen stejný počet vajec od dvou samic, byla jedna z nich považována za hostitelskou, což znamená, že inkubovala hnízdo a druhá za parazitickou. Taková situace nastala celkem u třech hnízd, kdy v hnízdě byla nalezena 3 vejce od jedné samice a 3 vejce od druhé samice. Skórování gelů

jsme nezávisle na sobě prováděli já, David Hořák a Tomáš Albrecht. V případě, že jsme se ve výsledcích neshodovali, rozhodovali jsme o statusu vejce společně s Davidem Hořákem.

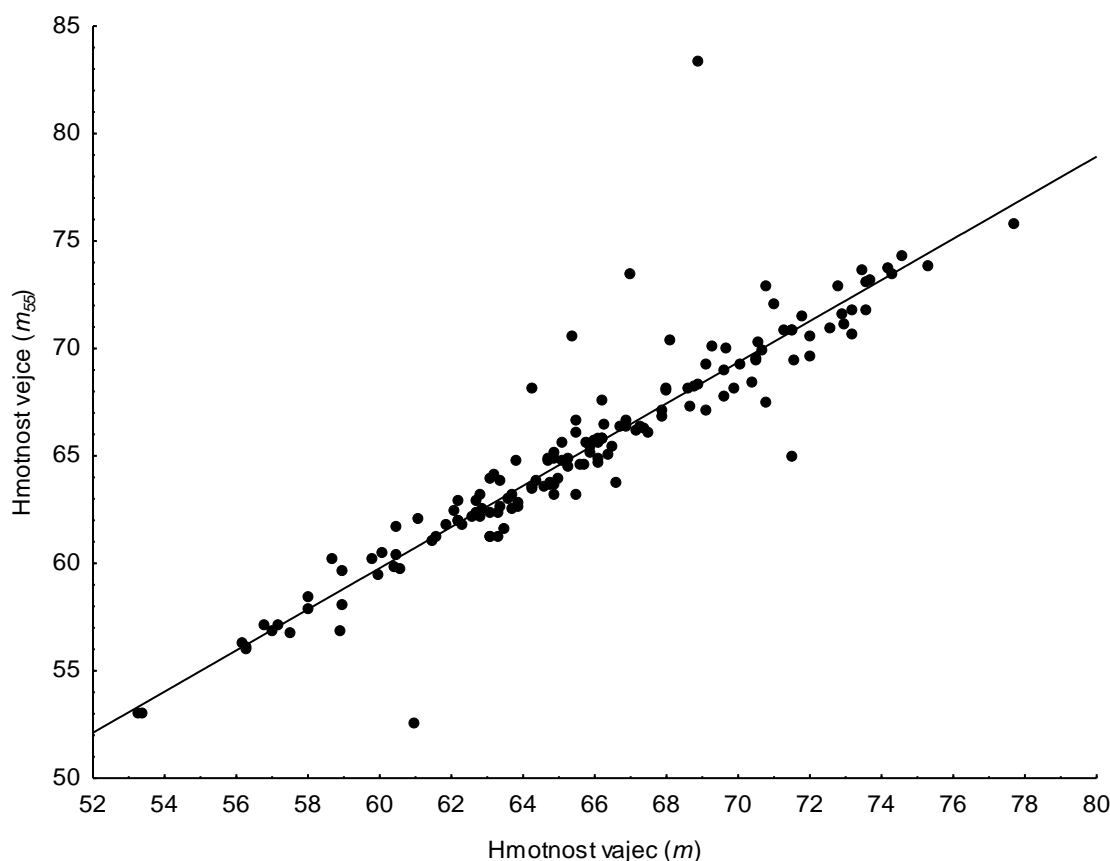


Obrázek 4. Na obrázku je zobrazen gel z pH rozmezí 4-7 na kterém jsou tři hnízda (rozdělená podle barev písmen) a 30 vajec snesených od devíti samic (příslušnost vejce k samici určují písmena). Černé hnízdo obsahuje 8 vajec od jedné samice čili není parazitované, červené hnízdo obsahuje jedno parazitické vejce a 6 vajec hostitelských a modré hnízdo obsahuje 11 vajec parazitických od pěti samic a 4 vejce hostitelské samice.

2. 5. Data a jejich statistické zpracování

Pro analýzu průběhu hnízdění sezony jsem přibližné datum započetí snůšky odhadovala tak, že jsem od data nalezení hnízda odečetla počet dní podle počtu vajec, které jsme našli v inkubované snůšce, plus délku jejich inkubace. U kachen je totiž známo, že snášejí zhruba jedno vejce denně (Alisauskas a Ankney 1992).

Pro analýzu hmotností parazitických a hostitelských vajec jsem používala odhad čerstvé hmotnosti vejce podle vzorce: $m_{55} = (0.55 \cdot d \cdot s \cdot s)$ ((m_{55})...čerstvá hmotnost vejce, (d)...délka, (s)...šířka; Rohwer 1988). Je to z toho důvodu, že vejce jsme vážili pouze v Poodří a bohužel ani zde nemáme hmotnost zaznamenanou u všech vajec. Hmotnost váženou jsem poté porovnávala s hmotností odhadnutou podle výše zmíněného vzorce a uznala jsem ji za důvěryhodnou, jelikož byla mezi nimi prokázána signifikantní závislost (Lineární regrese; $r^2 = 0,85$, $p < 0,001$, $n = 152$; Obrázek 5.).



Obrázek 5. Korelace mezi hmotností vajec (m) váženou a hmotností vejce (m_{55}) vypočítanou (Lineární regrese; $r^2 = 0,85$, $p < 0,001$, $n = 152$).

Pro analýzu vlivu hnízdění hustoty na míru parazitace jsem měřila rozlohu vhodného prostředí pomocí programu „Image Tool“, verze 3.0 Final (© UTHSCSA 1996-2002). Rozlohu vhodné prostředí jsem definovala jako plochu, které je vhodné pro hnízdění poláka velkého.

Pro statistické zpracování dat jsem používala program „Statistica“, verze 6.1 (© StatSoft, Inc. 2003) a program „R“, verze 2.11.1 (© The R Foundation for Statistical Computing 2008).

Před samotnou statistickou analýzou jsem kontrolovala data a jejich rozložení a to pomocí Shapiro – Wilksova testu normality. V případě, že data neodpovídala normálnímu rozložení, použila jsem neparametrický test.

V případě porovnávání dvou proměnných, z nichž vysvětlující proměnná byla spojitá a měla normální rozložení, jsem používala lineární regresi. Pokud data neodpovídala normálnímu rozložení, použila jsem Spearmanovu korelaci. Pokud byla vysvětlující

proměnná kategorická a vysvětlovaná proměnná měla normální rozdělení, používala jsem jednocestnou ANOVU, v případě že vysvětlovaná proměnná neměla normální rozdělení, použila jsem neparametrickou alternativu a to Kruskal-Wallisův test. Pro porovnání rozložení jsme použila Kolmogorov-Smirnovův dvou-výběrový test.

Dále jsem používala Pearsnův chí-kvadrát test. Všechny průměry hodnoty jsou uváděny ve formátu „průměr ± střední chyba průměru“ (průměr ± SE).

3. Výsledky

Pomocí proteinového fingerprintingu jsme celkově zaznamenali výskyt 102 proužků, které se nevyskytovaly u všech samic. Průměrný počet proužků, který připadal na jedince, byl $20,75 \pm 0,15$ a průměrná frekvence jednoho proužku (což znamená průměrnou frekvenci, se kterou se vyskytuje proužek u jedné samice) odpovídala hodnotě $0,2 \pm 0,03$.

3. 1. Celkový počet hnízd a vajec

Během let 2004-2006 jsme v Biosférické rezervaci Třeboň našli celkem 70 hnízd, která obsahovala celkem 635 vajec. Počet vajec ve snůšce kolísal od 2 do 20. Průměrná velikost snůšky byla $9,1 \pm 0,4$ a během let se signifikantně nelišila (ANOVA; $F_{(2;67)} = 1,19$; $p = 0,31$; pro bližší popis Tabulka 5).

Tabulka 5. Počet hnízd a vajec v Biosférické rezervaci Třeboňsko 2004-2006

Rok	Počet hnízd	Počet vajec	Průměrný počet vajec na snůšku (průměr \pm SE)
2004	28	277	$10,0 \pm 0,8$
2005	28	241	$8,6 \pm 0,6$
2006	14	117	$8,4 \pm 0,6$
celkem:	70	635	$9,1 \pm 0,4$

V CHKO Poodří jsme během let 2008-2010 našli celkem 124 hnízd. V sezoně 2008 jsme našli 50 hnízd, bohužel u prvních 17 hnízd v této sezoně nemáme informace o počtu vajec ve snůšce, ani o jejich rozměrech. Hnízd, u kterých máme data kompletní, bylo 107 a obsahovala celkem 1148 vajec (Tabulka 6). Počet vajec ve snůšce kolísal od 4 do 20. Velikost snůšky byla $10,7 \pm 0,3$ a během let se signifikantně neměnila (Kruskal-Wallisův test; $H_{(2;107)} = 1,10$; $p = 0,58$).

Tabulka 6. Počet hnízd a vajec v CHKO Poodří 2008-2010

Rok	Počet hnízd	Počet vajec	Průměrný počet vajec na snůšku (průměr ± SE)
2008	33	337	10,2 ± 0,6
2009	51	557	10,9 ± 0,5
2010	23	254	11,0 ± 0,6
celkem:	107	1148	10,7 ± 0,3

3. 2. Frekvence parazitismu v Biosférické rezervaci Třeboňsko

Na analýzu parazitismu jsme v letech 2004-2006 v Biosférické rezervaci Třeboňsko použili 57 hnízd. Z toho celkem 45 (71,93 %) obsahovalo alespoň 1 parazitické vejce (dále taková hnízda označuji jako hnízda parazitická). Tato hnízda obsahovala celkem 521 vajec a z toho 165 (31,67 %) nepatřilo samici, která inkubovala hnízdo (dále tyto vejce budu označovat jako parazitická (celkový přehled Tabulka 7). Frekvence parazitických hnízd se v průběhu let signifikantně nelišila (Pearson $\chi^2 = 3,55$, df = 2, p = 0,17), ale frekvence parazitických vajec ano (Pearson $\chi^2 = 8,71$, df = 2, p = 0,01).

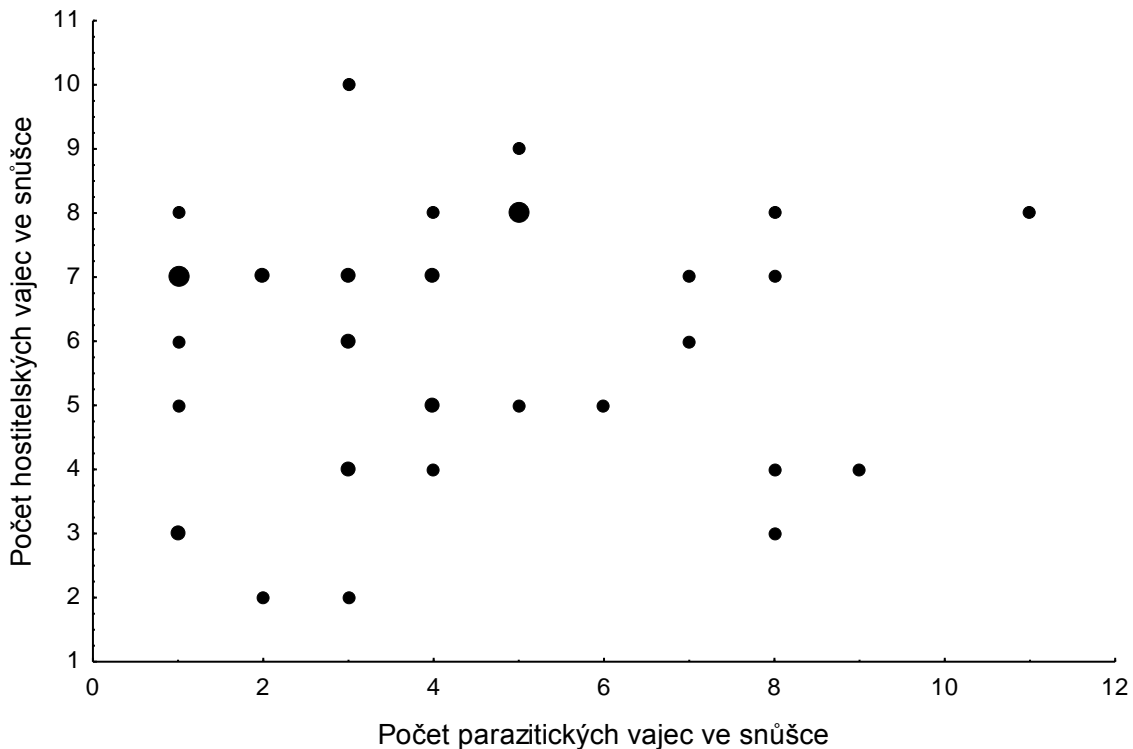
Tabulka 7. Stav hnízdního parazitismu u poláka velkého v Biosférické rezervaci Třeboňsko v letech 2004-2006

Rok	Počet hnízd	Počet parazitovaných hnízd (%)	Počet vajec	Počet parazitických vajec (%)
2004	24	19 (79,17)	234	92 (39,31)
2005	26	18 (69,23)	229	63 (27,51)
2006	7	4 (57,15)	58	10 (17,24)
celkem:	57	41 (71,93)	521	165 (31,67)

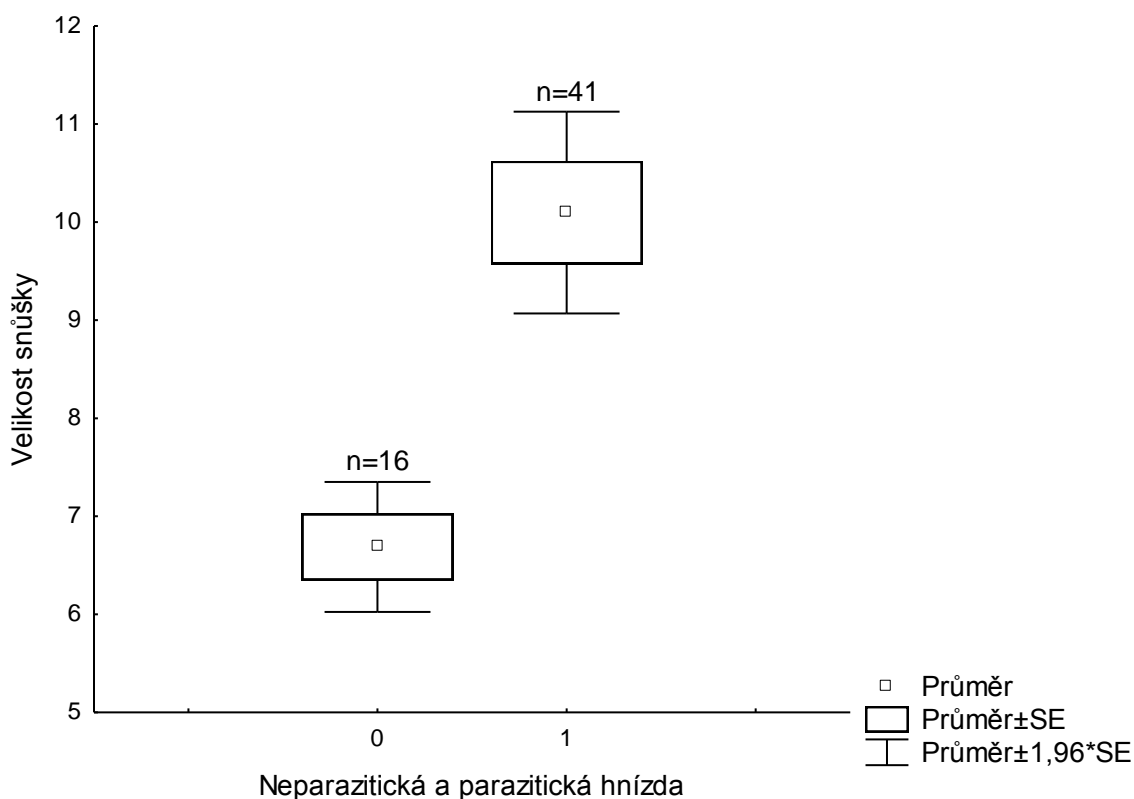
Celková průměrná velikost snůšky v Biosférické rezervaci Třeboňsko pro hnízda použitá na analýzu parazitismu byla $9,14 \pm 0,43$ (od 4 do 19). Během let se signifikantně neměnila (ANOVA; $F_{(2;54)} = 0,77$; p = 0,47). Pokud vyloučíme vejce parazitická, tak průměrný počet vajec hostitele v hnízdě je $6,25 \pm 0,24$. Ani velikost hostitelské snůšky se během let signifikantně neměnila (Kruskal-Wallisův test; $H_{(2;57)} = 1,54$; p = 0,46). Počet parazitických vajec v jednom hnízdě kolísal od 1 do 11 a průměrný počet parazitických vajec

na jedno hnízdo byl 2.9 ± 0.38 a v průběhu let se statisticky nelišil (Kruskal-Wallisův test; $H_{(2;57)} = 3,65$; $p = 0,16$). Také počet parazitických samic v hnízdě kolísal a to od 1 do 7 (vyloučíme-li hnízda, která nebyla parazitická). Průměrný počet parazitických samic aktivních na jednom hnízdě byl $2,1 \pm 0,27$ a ani ten se v průběhu let signifikantně neměnil (Kruskal-Wallisův test; $H_{(2;57)} = 4,54$; $p = 0,1$).

Jelikož se během let průkazně nelišily počty parazitických ani hostitelských vajíček na jedno hnízdo následující analýzu provádím v rámci všech tří let dohromady. V Biosférické rezervaci Třeboňsko nebyl prokázán vztah počtu hostitelských vajíček ve snůšce na počtu parazitických vajíček ve snůšce (Spearmanova korelace; $r_s = 0,14$, $p = 0,39$, $n = 41$; Obrázek 8). Oproti tomu velikost snůšky je prokazatelně větší u parazitických hnízd než u hnízd, která nebyla parazitická (Kruskal-Wallisův test; $H_{(1;57)} = 15,03$; $p < 0,001$; Obrázek 9).

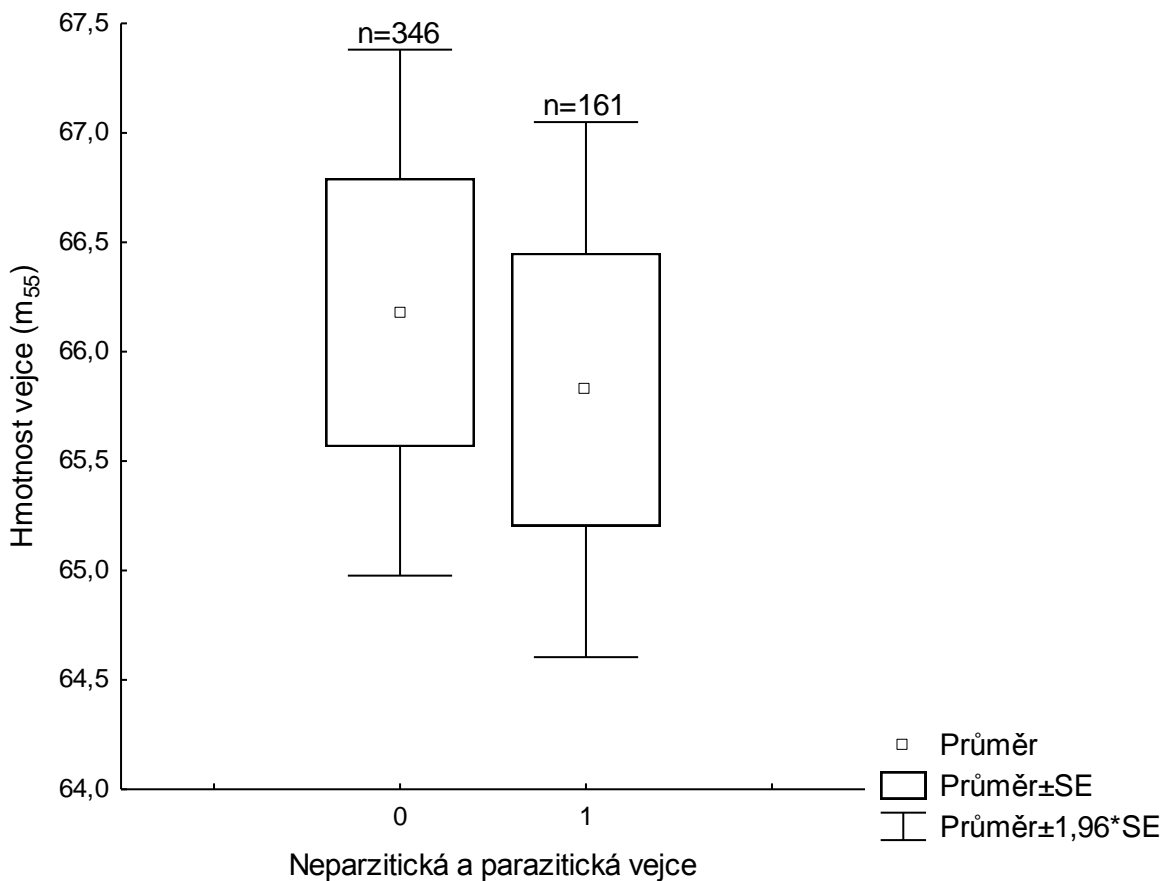


Obrázek 8. Vztah počtu hostitelských vajíček na počtu parazitických vajíček ve snůšce v Biosférické rezervaci Třeboňsko v letech 2004-2005 (Spearmanova korelace; $r_s = 0,14$, $p = 0,39$, $n = 41$). Velikost bodů odráží počet hnízd.



Obrázek 9. Signifikantní rozdíl ve velikosti neparazitické a parazitické snůšky v Biosférické rezervaci Třeboňsko v letech 2004-2006 (Kruskal-Wallisův test; $H_{(1;57)} = 15,03$; $p < 0,001$).

Abych mohla porovnat hmotnost parazitických a neparazitických vajec (hmotnost určenou podle výše zmíněného vzorečku m_{55}), zajímalo mě, zda se hmotnost vajec liší mezi jednotlivými lety. Zjistila jsem, že rozdíl v hmotnosti vajec mezi lety 2004-2006 v Biosférické rezervaci Třeboňsko je signifikantní (ANOVA; $F_{(2;504)} = 15,92$, $p < 0,001$). Dále jsem zjistila, že prokazatelně odlišný je rok 2004 od roků 2005 a 2006 (Tukey test; 2005-2004: $p < 0,001$; 2006-2004: $p < 0,001$; 2006-2005: $p = 0,5$). Pro analýzu jsem použila model s náhodnými efekty, který odfiltruje vliv jak roku, tak příslušnost vejce k hnízdu. Rozdíl mezi hmotností parazitických a neparazitických vajec nebyl prokázán ($F_{(1;505)} = 0,58$, $r^2 = 0,001$, $p = 0,45$; Obrázek 10).



Obrázek 10. Hmotnost neparazitických a parazitických vajec v Biosférické rezervaci Třeboňsko v letech 2004-2006 ($F_{(1;505)} = 0,58$, $r^2 = 0,001$, $p = 0,45$).

3. 3. Frekvence parazitismu v CHKO Poodří

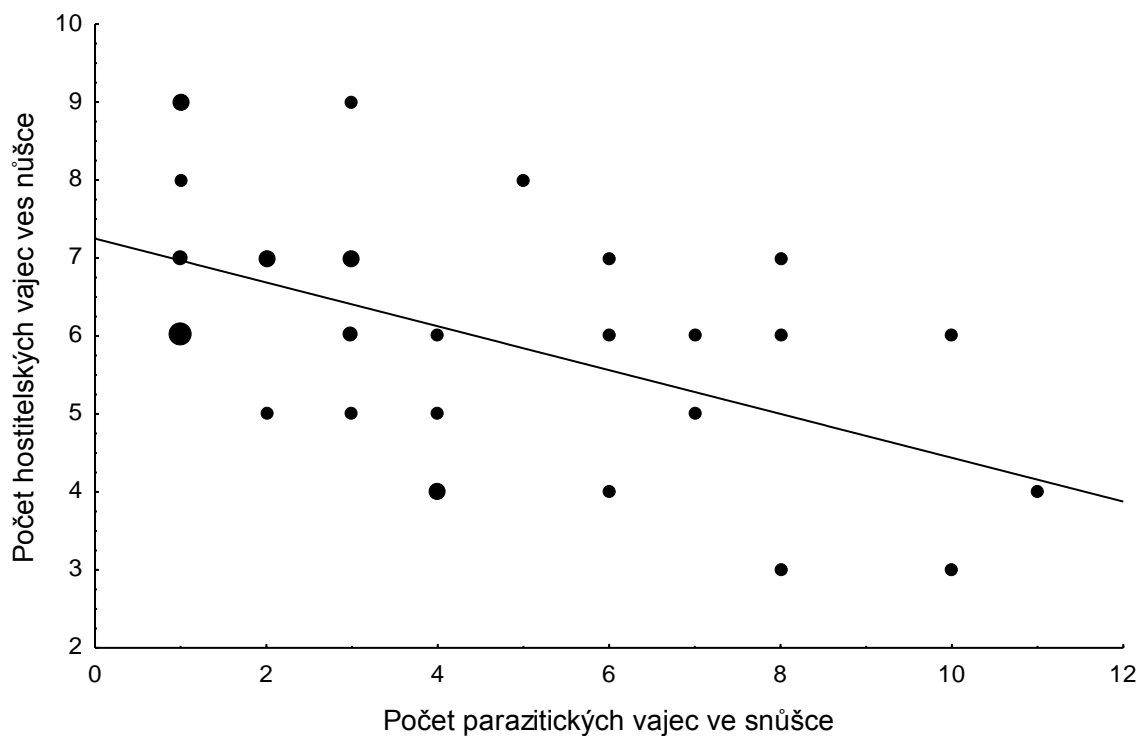
V CHKO Poodří jsem na analýzu parazitismu použila celkem 42 hnízd. Z toho celkem 39 (92,86 %) bylo hnízd parazitických. Vzorek jsme odebrali celkem ze 415 vajec, z nichž 153 (36,87 %) jsme určili jako vejce parazitická. Ani míra parazitace (Pearson $\chi^2 = 0,51$, $df = 2$, $p = 0,78$) ani proporce parazitických vajec (Pearson $\chi^2 = 0,42$, $df = 2$, $p = 0,81$) se v průběhu let signifikantně nelišila (Tabulka 11).

Tabulka 11. Míra hnízdního parazitismu u poláka velkého v CHKO Poodří v letech 2008-2010

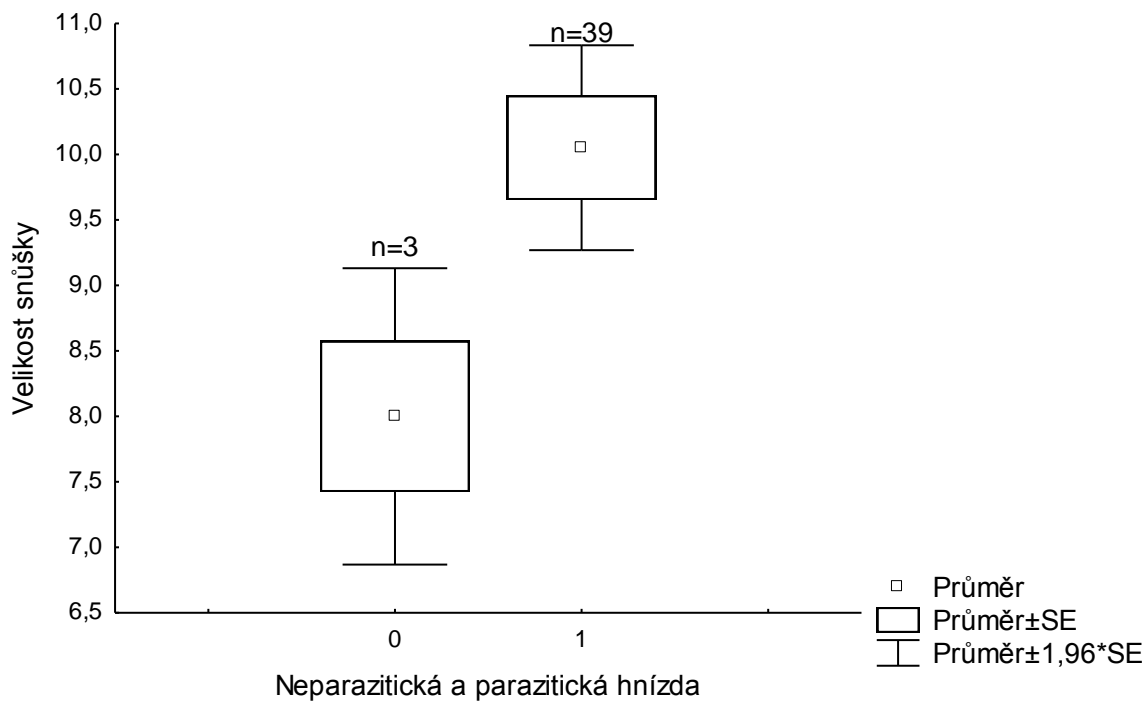
Rok	Počet hnízd	Počet parazitovaných hnízd (%)	Počet vajec	Počet parazitických vajec (%)
2008	13	12 (92,31)	139	55 (39,57)
2009	22	20 (90,91)	201	69 (34,33)
2010	7	7 (100)	76	28 (36,84)
celkem:	42	39 (92,86)	416	153 (36,87)

Celková průměrná velikost snůšky pro hnízda použitá na analýzu parazitismu je $9,95 \pm 0,40$ (od 7 do 16). Pokud vyloučíme vejce parazitická, tak průměrný počet vajec hostitele v hníždě je $6,11 \pm 0,26$ a v jednotlivých letech se významně neliší (Kruskal-Wallisův test; $H_{(2;41)} = 1,02$; $p = 0,6$). Počet parazitických vajec ve snůšce kolísá od 1 do 16. Po jednom parazitickém vejci bylo v 10 (23,81 %) snůškách a maximální počet parazitických vajec 16 bylo nalezeno v jednom hníždě. Průměrný počet parazitických vajec na jedno hnízdo je $3,84 \pm 0,48$ a ani ten se během let prokazatelně nemění (Kruskal-Wallisův test; $H_{(2;41)} = 1,96$; $p = 0,38$). Také počet parazitických samic aktivních v jednom hníždě kolísá a to od 1 do 7. Průměrný počet parazitických samic v jednom hníždě byl $2,53 \pm 0,28$ a mezi roky se významně neliší (Kruskal-Wallisův test; $H_{(2;41)} = 0,003$; $p = 0,99$).

Stejně jako na Třeboňsku se proporce parazitických hnízd ani vajec v CHKO Poodří mezi lety neměnila. Proto jsem také tyto roky testovala dohromady. Závislost počtu parazitických vajec v hníždě na počtu hostitelských vajec v hníždě byla prokazatelná (Spearmanova korelace; $r_s = -0,51$, $p < 0,001$, $n = 39$; Obrázek 12). Rozdíl v celkové velikosti snůšky mezi parazitickými a neparazitickými hnízdy prokazatelný nebyl (Kruskal-Wallisův test; $H_{(1;42)} = 2,35$; $p = 0,13$; Obrázek 13).

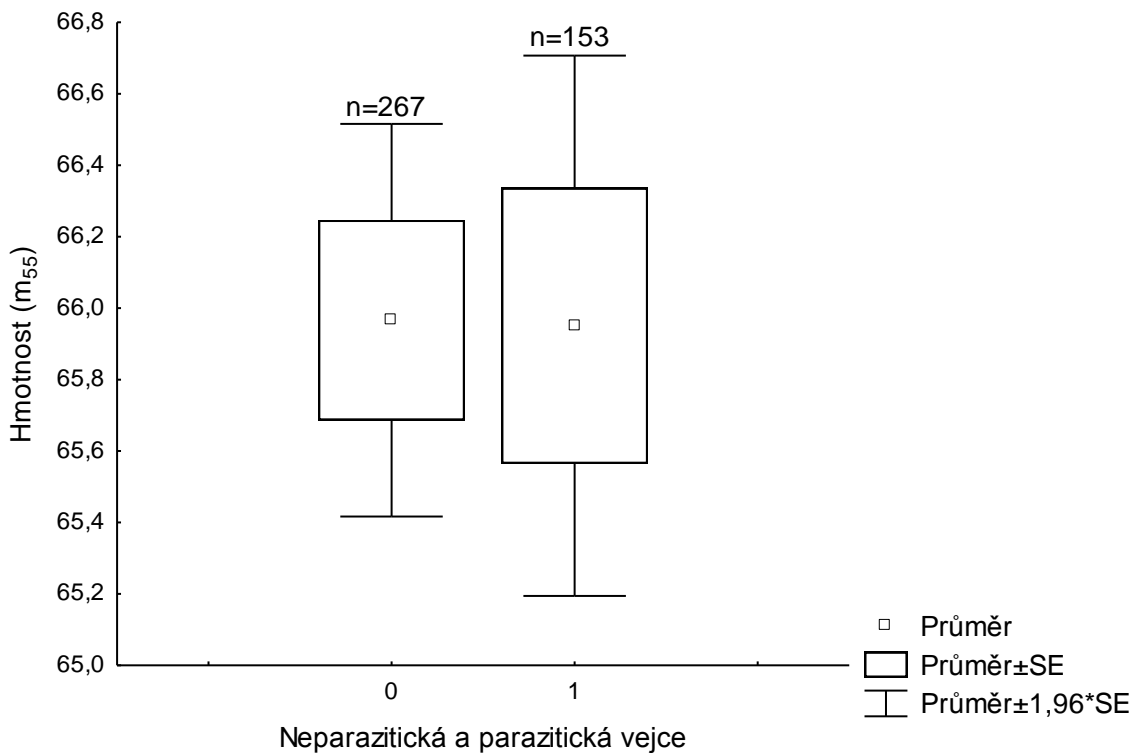


Obrázek 12. Signifikantní negativní závislost počtu hostitelských vajec na počtu parazitických vajec v jednom hnízdě v CHKO Poodří v letech 2008-2010 (Spearmanova korelace; $r_s = -0,51$, $p < 0,001$, $n = 39$). Velikost bodů odráží počet hnízd.



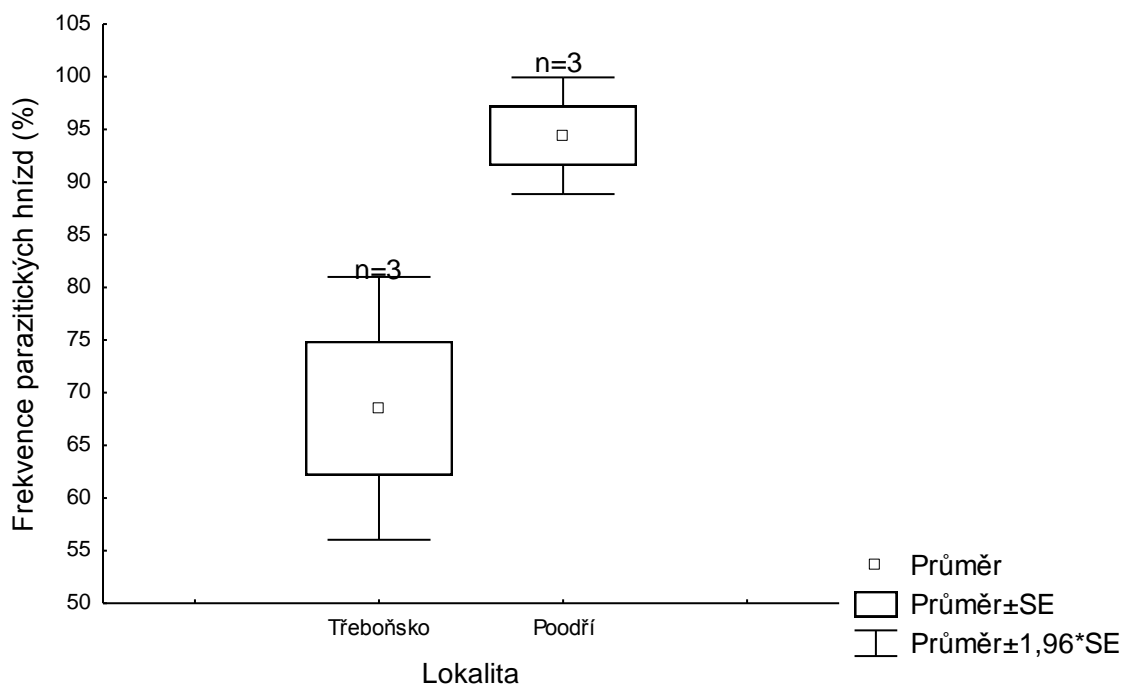
Obrázek 13. Velikost neparazitické a parazitické snůšky v CHKO Poodří v letech 2008-2010 (Kruskal-Wallisův test; $H_{(1;42)} = 2,35$; $p = 0,13$).

Abych mohla porovnat hmotnost parazitických a neparazitických vajec (hmotnost určenou podle výše zmíněného vzorečku m_{55}), zajímalo mě, zda se liší mezi jednotlivými lety. Zjistila jsem, že se signifikantně nemění (ANOVA; $F_{(2;423)} = 2,7$, $p = 0,07$). Pro analýzu jsem opět použila model s náhodnými efekty, který odfiltruje vliv jak roku, tak příslušnost vejce k hnízdu. Rozdíl mezi hmotnostmi parazitických a neparazitických vajec nebyl prokázán ($F_{(1;416)} = 0,04$, $r^2 < 0,001$, $p = 0,84$; Obrázek 14).

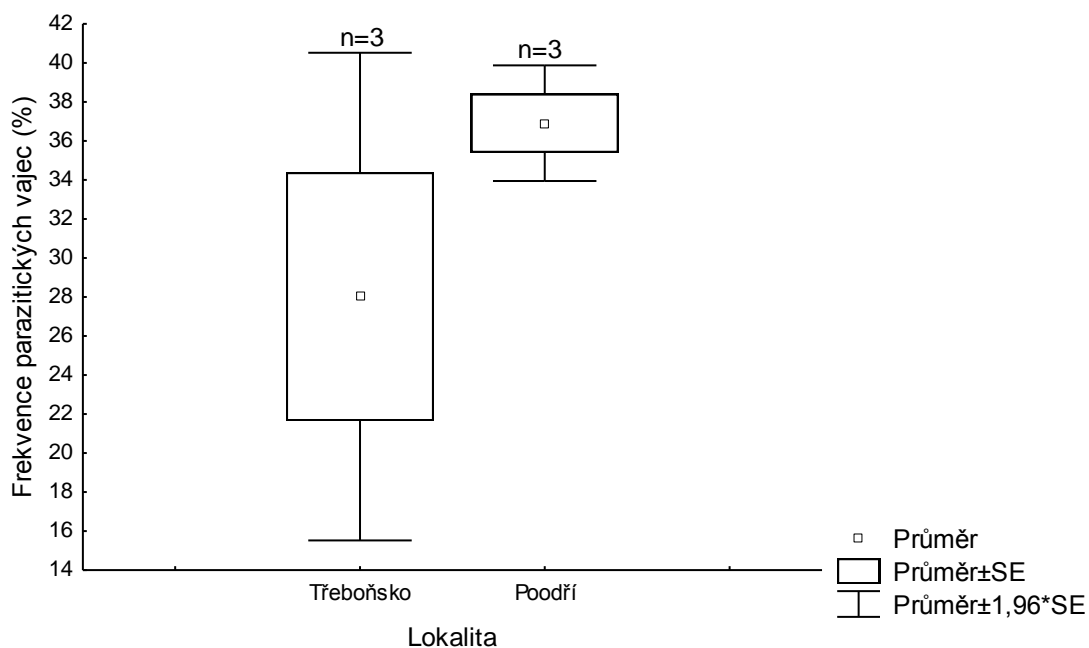


Obrázek 14. Hmotnost neparazitických a parazitických vajec v CHKO Poodří ($F_{(1;416)} = 0,04$, $r^2 < 0,001$, $p = 0,84$).

Frekvence parazitických hnízd se mezi lokalitami Biosférická rezervace Třeboňsko a CHKO Poodří signifikantně lišila (Kruskal-Wallisův test; $H_{(1;6)} = 3,86$; $p = 0,0495$; Obrázek 15), ale frekvence parazitických vajec nikoli (Kruskal-Wallisův test; $H_{(1;6)} = 1,19$; $p = 0,28$; Obrázek 16).



Obrázek 15. Prokazatelný rozdíl ve frekvence parazitických hnízd mezi lokalitami v letech 2004-2006 v Biosférické rezervaci Třeboňsko a v letech 2008-2010 CHKO Poodří (Kruskal-Wallisův test; $H_{(1;6)} = 3,86$; $p = 0,0495$).



Obrázek 16. Frekvence parazitických vajec mezi lokalitami v letech 2004-2006 v Biosférické rezervaci Třeboňsko a v letech 2008-2010 v CHKO Poodří (Kruskal-Wallisův test; $H_{(1;6)} = 1,19$; $p = 0,28$).

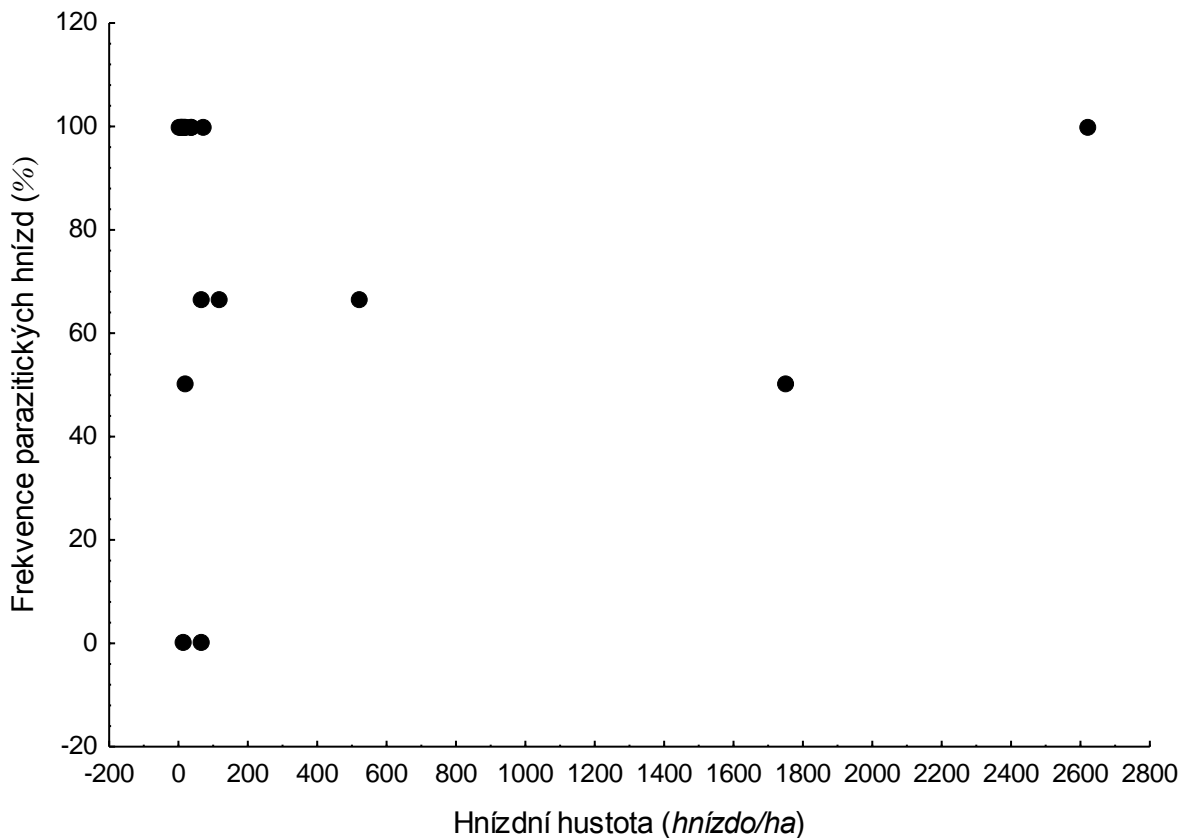
3. 4. Vliv hnízdní hustoty na parazitismus v Biosférické rezervaci Třeboňsko

Vliv hnízdní hustoty na frekvenci parazitismu jsem postupně testovala na 3 úrovních a to mezi (1) ostrovy, (2) rybníky a nakonec mezi (3) roky.

(1) V první řadě jsem testovala, zda má na frekvenci parazitismu vliv hnízdní hustota na úrovni ostrovů u studované populace poláka velkého v Biosférické rezervaci Třeboňsko. Hnízdní hustota mezi ostrovy se signifikantně lišila (Pearson $\chi^2 = 30510,65$, $df = 18$, $p < 0,001$; Tabulka 17). Pro analýzu jsem použila model s náhodnými efekty, pomocí kterých jsem kontrolovala vliv proměnných rok a individualitu jednotlivých ostrovů. Model neprokázal vliv hnízdní hustoty mezi ostrovy na frekvenci parazitických hnízd ($F_{(1;17)} = 0,003$, $r^2 = 0,0002$, $p = 0,95$; Obrázek 18), ani na frekvenci parazitických vajec ($F_{(1;17)} = 0,76$, $r^2 = 0,04$, $p = 0,39$).

Tabulka 17. Hnízdní hustota a stav parazitismu na jednotlivých ostrovech v Biosférické rezervaci Třeboňsko v letech 2004-2006

Rok	Ostrov	Hnízdní hustota (hnízdo/ha)	Parazitická hnízda	%	Parazitická vejce	%
2004	Vlkov_1	519,8	8	66,7	34	30,1
2004	Vlkov_2	36,5	1	100	8	53,3
2004	Vlkov_3	18,9	1	100	2	22,2
2004	Vlkov_4	37,5	1	100	1	25
2004	Vlkov_5	13	1	100	11	57,9
2004	Vlkov_7	18,9	2	100	15	60
2004	Vlkov_8	2622,4	4	100	20	52,6
2005	Vlkov_1	120	2	66,7	5	20
2005	Vlkov_2	73	2	100	8	38,1
2005	Vlkov_3	9,4	1	100	3	33,3
2005	Vlkov_6	15,6	0	0	0	0
2005	Vlkov_7	9,4	1	100	5	35,7
2005	Vlkov_10	65,1	2	66,7	7	26,9
2005	Krajina	16,3	3	50	10	20,4
2006	Vlkov_7	9,4	1	100	4	44,4
2006	Vlkov_8	1748,3	1	50	4	23,5
2006	Vlkov_9	11,6	1	100	1	12,5
2006	Vlkov_10	65,1	0	0	0	0
2006	Krajina_2	3,5	1	100	1	12,5

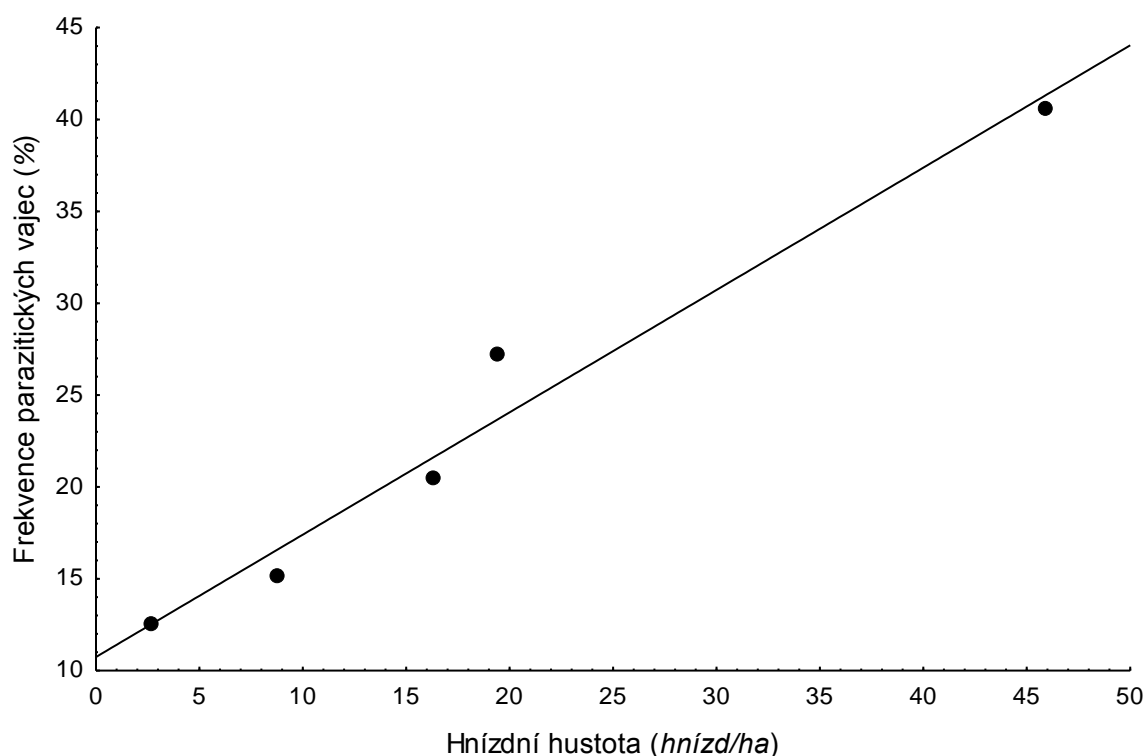


Obrázek 18. Vztah frekvence parazitických vajec na hnízdní hustotě mezi ostrovy v letech 2004-2006 v Biosférické rezervaci Třeboňsko ($F_{(1;17)} = 0,003$, $r^2 < 0,001$, $p = 0,95$).

(2) Za druhé jsem testovala vliv hnízdní hustoty na frekvenci parazitismu na úrovni jednotlivých rybníků v Biosférické rezervaci Třeboňsko (Tabulka 19). Pomocí modelu s náhodnými efekty, jsem kontrolovala vliv roků a individuality rybníků. Vliv hnízdní hustoty na frekvenci parazitických hnízd jsem neprokázala ($F_{(1;3)} = 0,02$, $r^2 = 0,004$, $p = 0,92$), ale odhalila jsem pozitivní signifikantní vztah frekvence parazitických vajec na hnízdní hustotě mezi rybníky v Biosférické rezervaci Třeboňsko ($F_{(1;3)} = 101,9$, $p = 0,002$; Obrázek 20).

Tabulka 19. Hnízdní hustota a stav parazitismu na jednotlivých rybnících v Biosférické rezervaci Třeboňsko v letech 2004-2006

Rok	Rybník	Hnízdní hustota (hnízd/ha)	Počet parazitických hnízd	%	Počet parazitických vajec	%
2004	Vlkovský	45,9	18	81,8	91	40,8
2005	Vlkovský	19,4	8	72,7	28	27,2
2005	Krajina	16,3	3	50	10	20,4
2006	Vlkovský	8,8	3	50	9	18,0
2006	Krajina	2,7	1	100	1	12,5



Obrázek 20. Pozitivní signifikantní závislost frekvence parazitických vajec na hnízdní hustotě mezi rybníky v Biosférické rezervaci Třeboňsko v letech 2004-2006 ($F_{(1;3)} = 101,9$, $p = 0,002$).

(3) Za třetí jsem porovnávala vliv hnízdní hustoty na frekvenci parazitismu mezi lety 2004-2006 v Biosférické rezervaci Třeboňsko. V letech 2004 a 2005 byla hnízdní hustota stejná a to zhruba 30 hnízd/ha, v roce 2006 byla hnízdní hustota menší 15 hnízd/ha. Neprokázala jsem vliv hnízdní hustoty na frekvenci parazitických hnízd (Lineární regrese; $r^2 = 0,8$; $r = 0,89$; $p = 0,3$, $n = 3$), ani na frekvenci parazitických vajec (Lineární regrese; $r^2 = 0,72$; $r = 0,85$; $p = 0,36$, $n = 3$).

3. 5. Vliv hnízdní hustoty na parazitismus v CHKO Poodří

V CHKO Poodří jsem, stejně jako v Biosférické rezervaci Třeboňsko, testovala vliv hnízdní hustoty na frekvenci parazitismu na třech úrovních: (1) ostrovy, (2) rybníky, (3) roky.

(1) Přehled ostrovů, jejich hnízdní hustotu a stav parazitismu v CHKO Poodří shrnuje Tabulka 21. Hnízdní hustota mezi ostrovy se významně lišila (Pearson $\chi^2 = 888,7$, $df = 12$, $p < 0,001$). Opět jsem použila model s náhodnými efekty, což mi umožnilo kontrolovat vliv proměnný rok a individuality ostrova. Neprokázala jsem vliv hnízdní hustoty na frekvenci parazitických hnízd ($F_{(1;11)} = 0,078$, $r^2 = 0,007$, $p = 0,78$), ani na frekvence parazitických vajec ($F_{(1;11)} = 4,45$, $r^2 = 0,29$, $p = 0,06$).

Tabulka 21. Hnízdní hustota a stav parazitismu na jednotlivých ostrovech v CHKO Poodří v letech 2008-2010

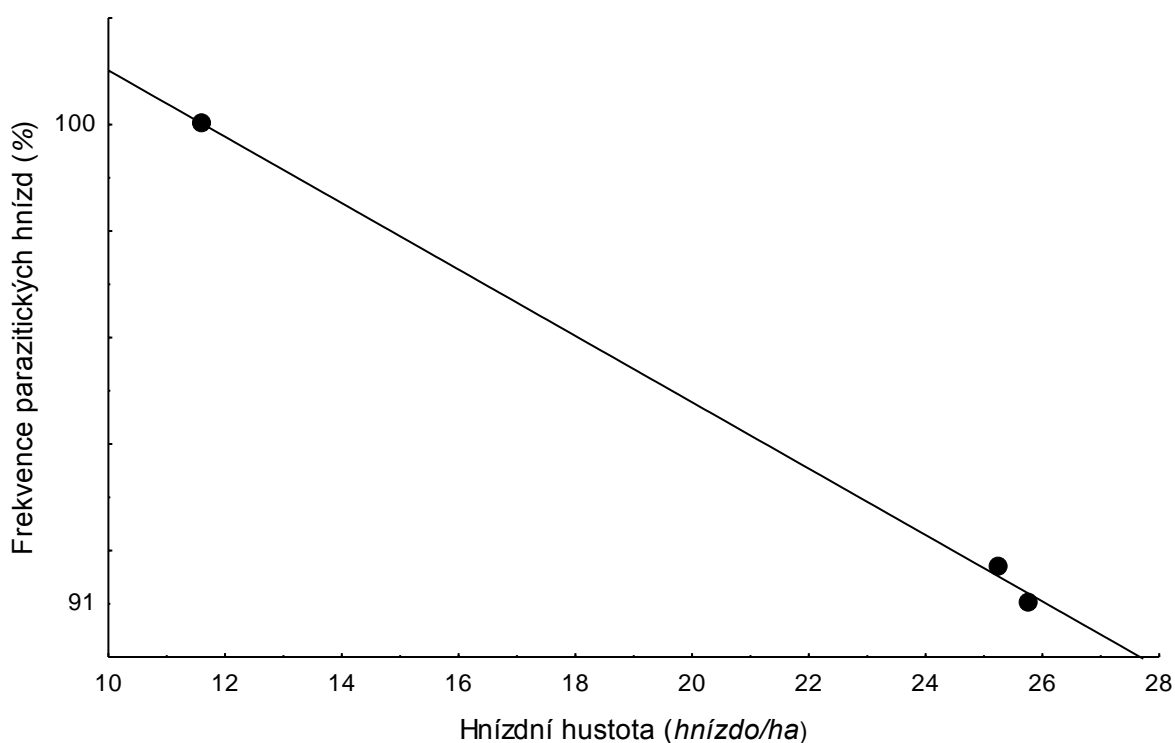
Rok	Ostrov a rok	Hnízdní hustota (hnízdo/ha)	Parazitická hnízda	%	Parazitická vejce	%
2008	Bezruč_2	6,5	3	100	13	37,1
2008	Bezruč_5	80,3	1	100	4	40,0
2008	Dolní Bartošovický_4	105,7	1	50	3	15,8
2008	Horní Bartošovický_1	5,8	1	100	8	57,1
2008	Horní Bartošovický_2	26,3	5	100	22	45,8
2009	Bezruč_1	173,1	6	100	23	5,5
2009	Bezruč_2	8,2	3	100	15	9,7
2009	Bezruč_5	169,5	10	100	28	1,9
2009	Bezruč_6	10,0	0	0	0	0,0
2009	Dolní Bartošovický_2	11,3	1	100	2	22,2
2010	Bezruč_2	1,6	1	100	4	44,4
2010	Dolní Bartošovický_1	100,4	2	100	4	20,0
2010	Horní Bartošovický_2	13,1	4	100	20	42,6

(2) Dále jsem testovala vliv hnízdní hustoty na frekvenci parazitismu mezi rybníky v CHKO Poodří (Tabulka 22). Použila jsem model s náhodnými efekty ke kontrole vlivu proměnných rok a individuality rybníka. Vliv hnízdní hustoty na frekvenci parazitických hnízd ($F_{(1;4)} = 0,32$, $r^2 = 0,07$, $p = 0,6$), ani na frekvenci parazitických vajec ($F_{(1;4)} = 2,73$, $r^2 = 0,41$, $p = 0,17$) nebyl prokazatelný.

Tabulka 22. Hnízdní hustota a stav parazitismu na jednotlivých rybnících v CHKO Poodří v letech 2008-2010

Rok	Rybník	Hnízdní hustota (hnízdo/ha)	Počet parazitických hnízd	%	Počet parazitických vajec	%
2008	Bezruč	18,3	4	100,0	17	37,8
2008	Bartošovice	26,4	7	87,5	33	40,7
2009	Bezruč	33,4	19	90,5	67	36,3
2009	Bartošovice	35,8	1	100,0	2	22,2
2010	Bezruč	2,5	1	100,0	4	44,4
2010	Bartošovice	3,1	6	100,0	24	6

Nakonec jsem testovala vliv hnízdni hustoty na frekvenci parazitismu mezi lety 2008-2010 v CHKO Poodří. Hnízdní hustota v roce 2008 byla zhruba 25,3 hnízdo/ha, v roce 2009 byla podobná a to 25,8 hnízdo/ha a v roce 2010 byla 11,6 hnízdo/ha. Signifikantní negativní závislost byla prokázána u vlivu hnízdni hustoty na frekvenci parazitických hnízd (Lineární regrese; $r^2 = 0,99$; $r = -0,99$, $p = 0,02$, $n = 3$; Obrázek 23) Frekvence parazitických vajec na hnízdni hustotě prokazatelná nebyla (Lineární regrese; $r^2 = 0,0016$, $r = 0,04$, $p = 0,96$, $n = 3$).

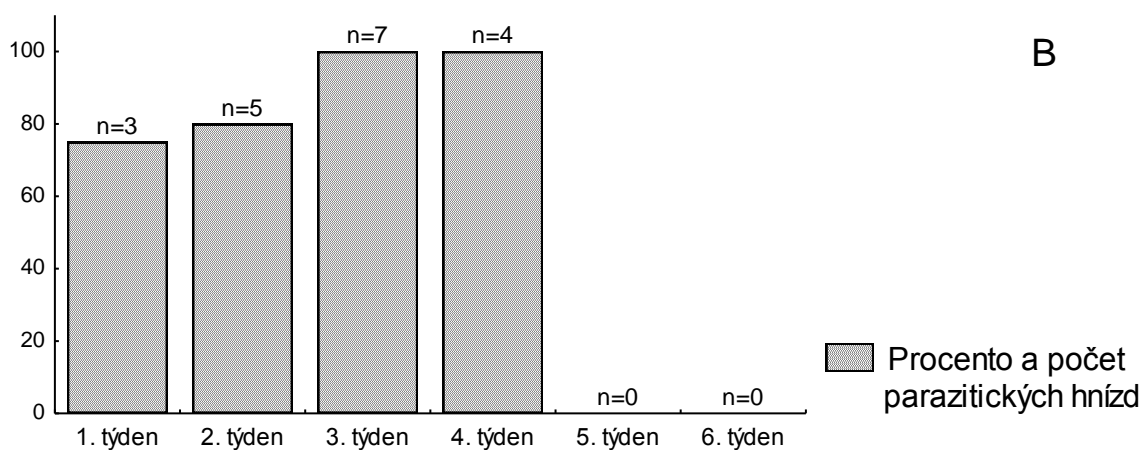
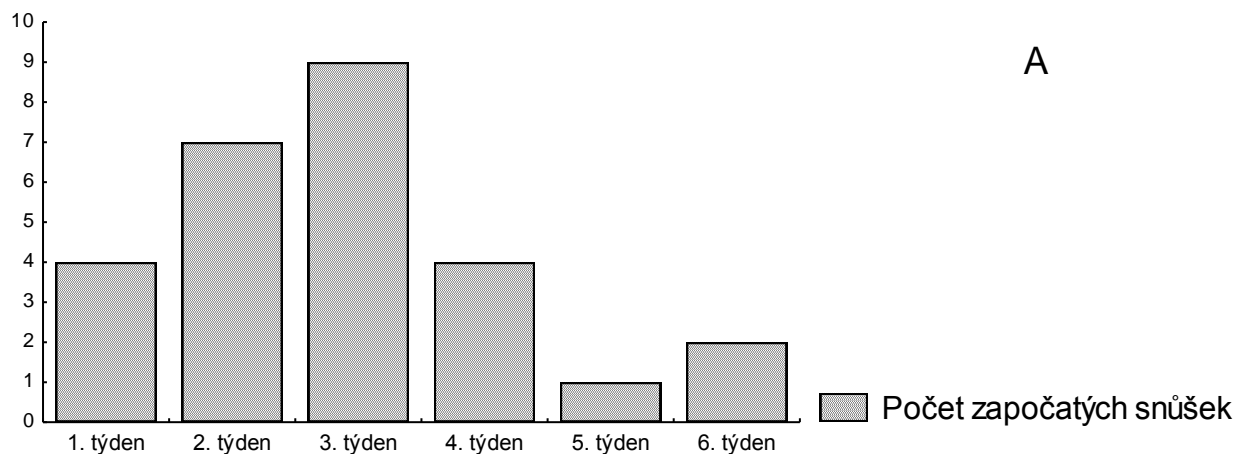


Obrázek 23. Signifikantní negativní závislost frekvence parazitických hnízd na hnízdni hustotě mezi lety 2008-2010 CHKO Poodří (Lineární regrese; $r^2 = 0,99$; $r = -0,99$, $p = 0,02$, $n = 3$).

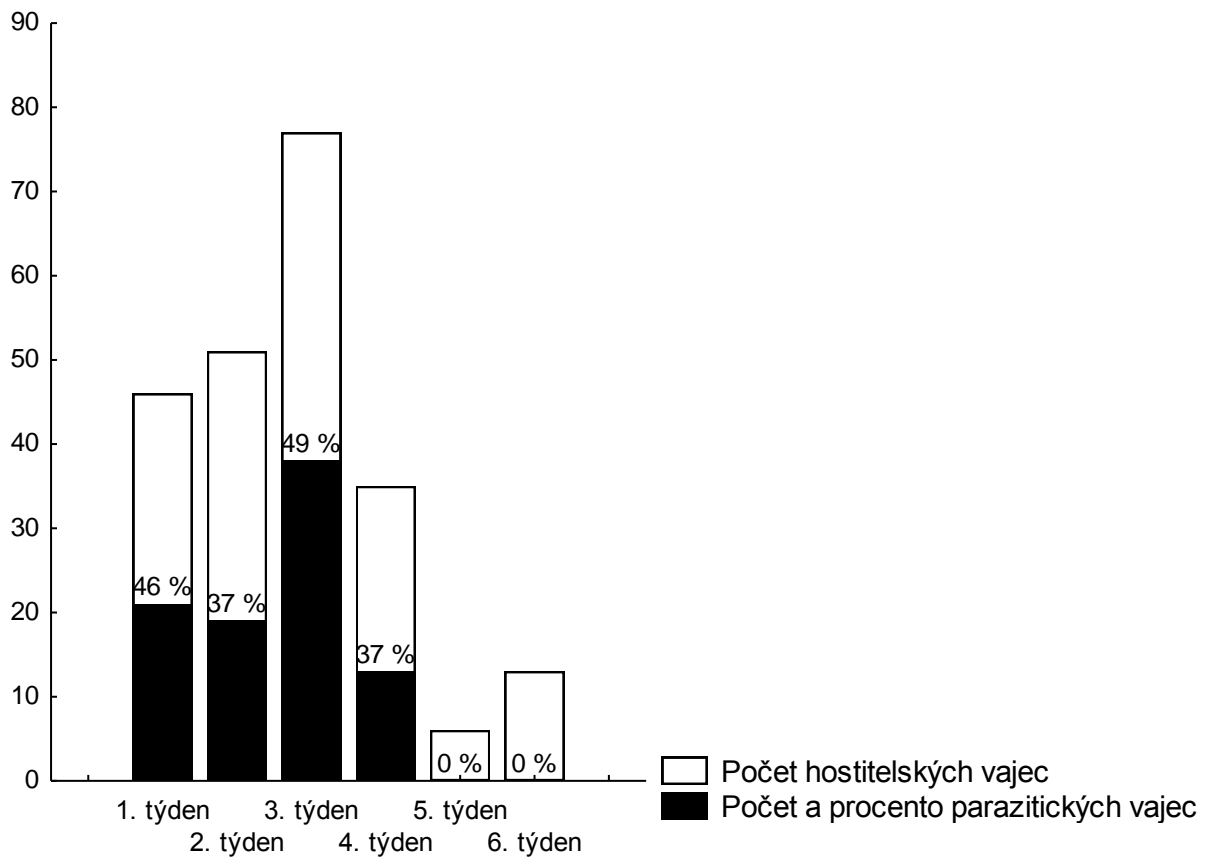
3. 6. Průběh hnízdní sezony a načasování parazitizmu v Biosférické rezervaci Třeboňsko

Pro znázornění průběhu hnízdní sezony jsem ji rozdělila na týdny a distribuci započatých snůšek v jednotlivých týdnech zobrazuji pomocí sloupcových grafů. V roce 2004 trvala hnízdní sezona 42 dní, v roce 2005 37 dní a v roce 2006 byla sezona relativně krátká, trvala zhruba 16 dní.

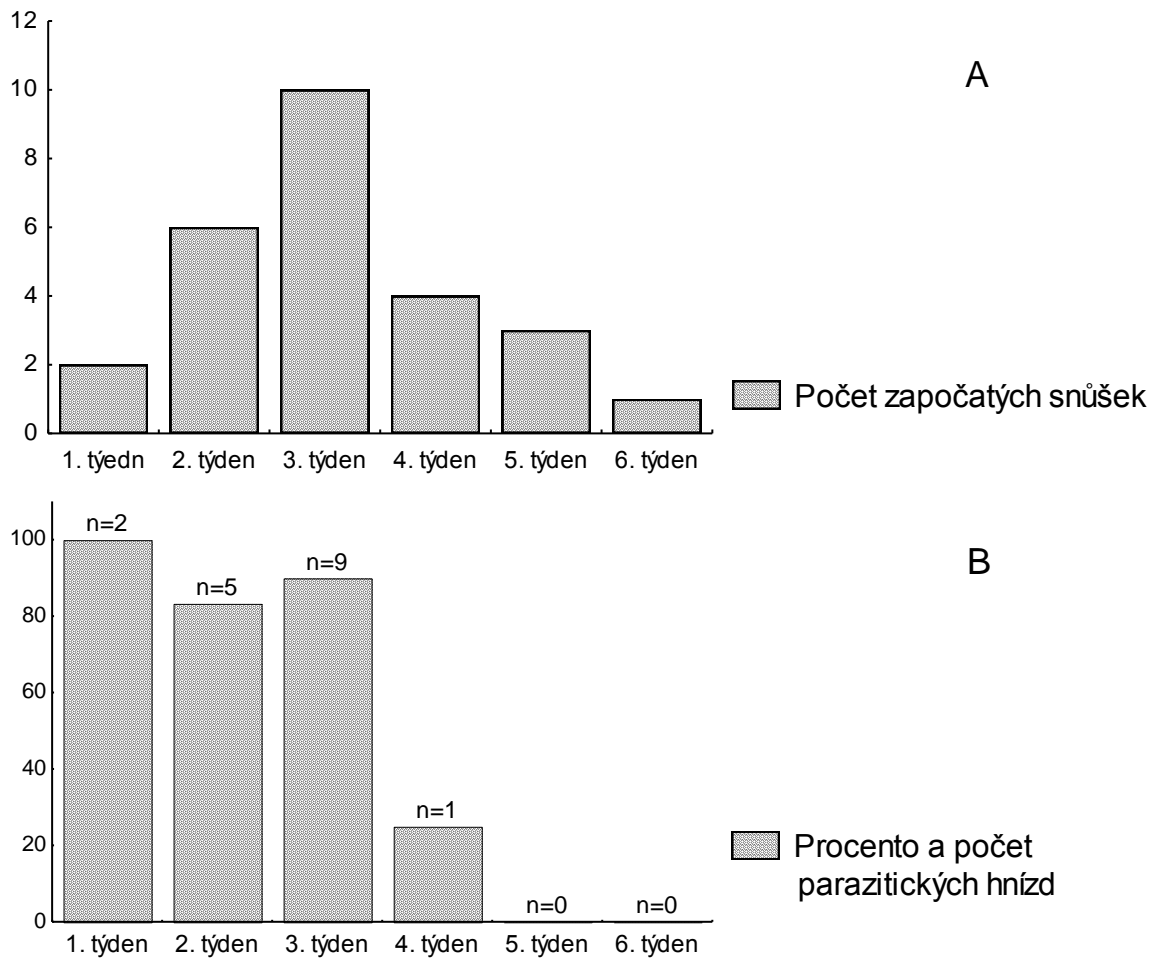
Jelikož jsme neodebrali vzorky vždy ze všech snůšek (některé jsme našli až v pozdější fázi inkubace - viz Metodika), porovnávám mezi sebou distribuci započatých snůšek v průběhu sezony a frekvenci parazitických hnízd v průběhu sezony (Kolmogorov-Smirnovův dvou-výběrový test: 2004: $D = 0,67$, $p = 0,14$; Obrázek 24; 2005: $D = 0,67$, $p = 0,14$; Obrázek 26; 2006: $D = 0,67$, $p = 0,6$; Obrázek 28). Během sezony se neměnila ani proporce parazitických vajec vůči celkovému počtu vajec (Kolmogorov-Smirnovův dvou-výběrový test; 2004: $D = 0,5$, $p = 0,44$; Obrázek 25; 2005: $D = 0,5$, $p = 0,44$; Obrázek 27; 2006: $D = 0,67$, $p = 0,6$; Obrázek 29).



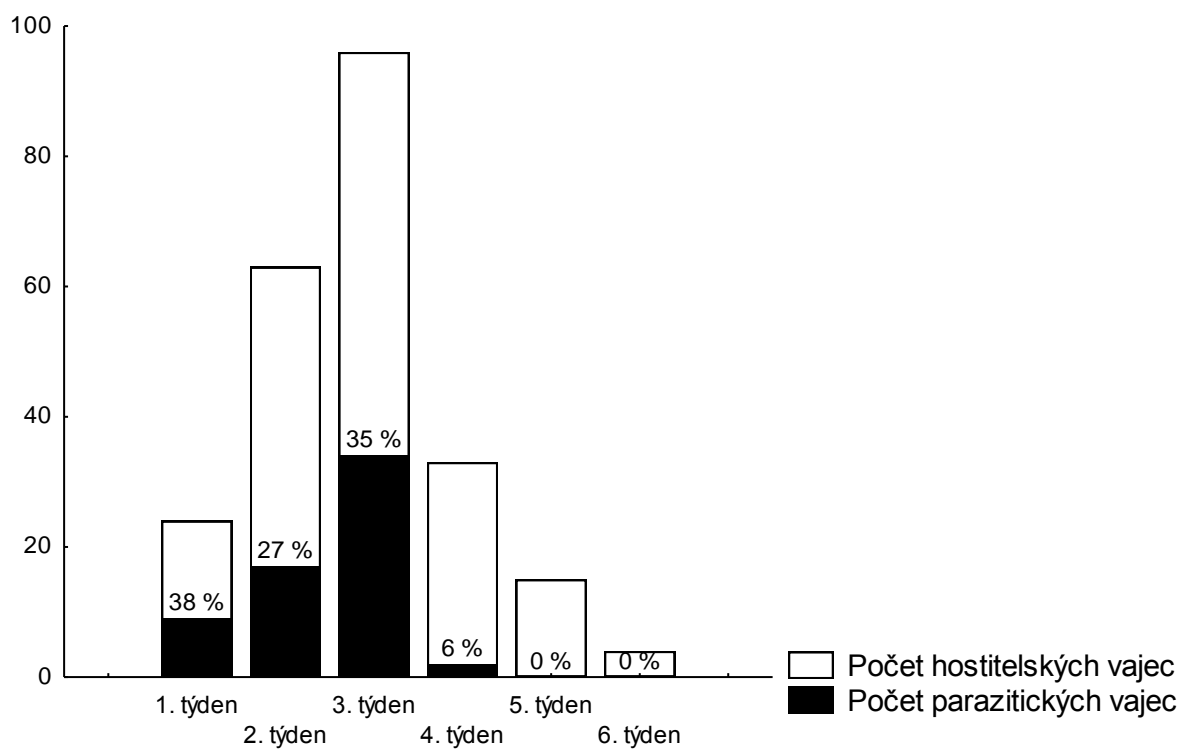
Obrázek 24. V grafu A je znázorněná distribuce počtu všech nalezených snůšek započatých v daném týdnu v roce 2004 v Biosférické rezervaci Třeboňsko. V Grafu B je znázorněna distribuce a procento parazitických hnízd. Proporce započatých snůšek a frekvence parazitismu se v průběhu hnízdní sezony nemění (Kolmogorov-Smirnovův dvou-výběrový test: $D = 0,67$, $p = 0,14$).



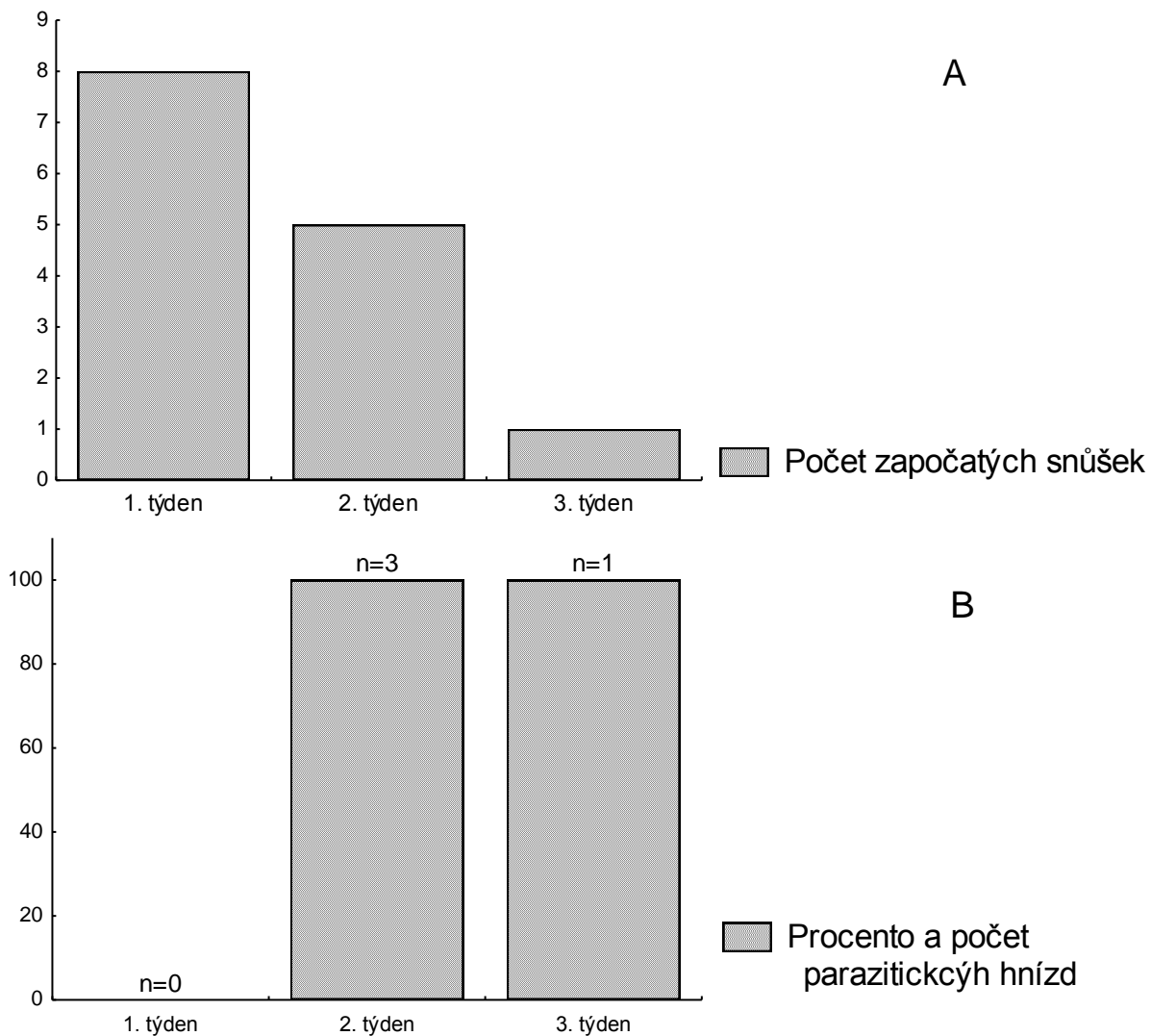
Obrázek 25. Počet hostitelských vajec a počet a procento parazitických vajec v roce 2004 v Biosférické rezervaci Třeboňsko. Proporce parazitických vajec se vzhledem k celkovému počtu vajec v průběhu sezony významně neměnila (Kolmogorov-Smirnovův dvou-výběrový test: $D = 0,5$, $p = 0,44$).



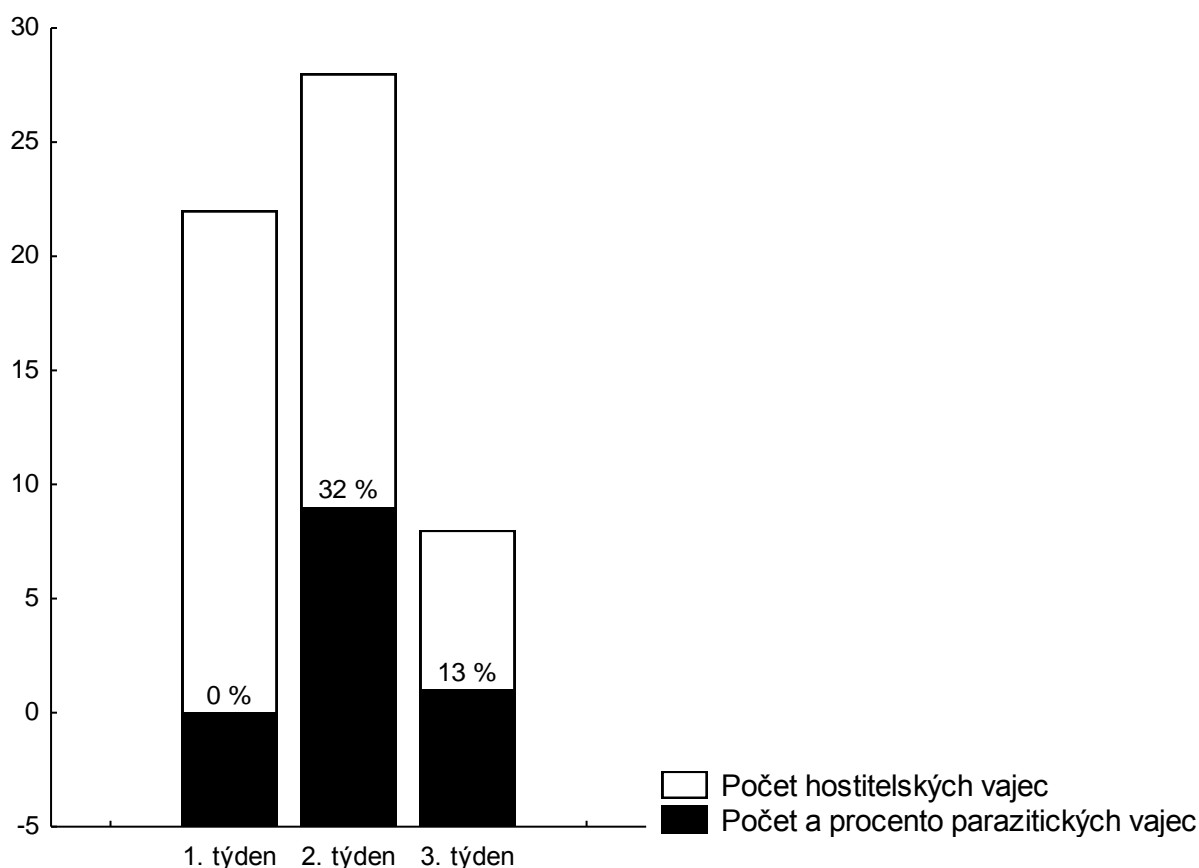
Obrázek 26. V grafu A je znázorněná distribuce počtu všech nalezených snůšek započatých v daném týdnu v roce 2005 v Biosférické rezervaci Třeboňsko. V Grafu B je znázorněna distribuce a procento parazitických hnízd. Proporce započatých snůšek a frekvence parazitismu se v průběhu hnízdní sezony nemění (Kolmogorov-Smirnovův dvou-výběrový test: $D = 0,67$, $p = 0,14$).



Obrázek 27. Počet hostitelských vajec a počet a procento parazitických vajec v roce 2005 v Biosférické rezervaci Třeboňsko. Proporce parazitických vajec se vzhledem k celkovému počtu vajec v průběhu sezony signifikantně neměnila (Kolmogorov-Smirnovův dvou-výběrový test: $D = 0,5$, $p = 0,44$).

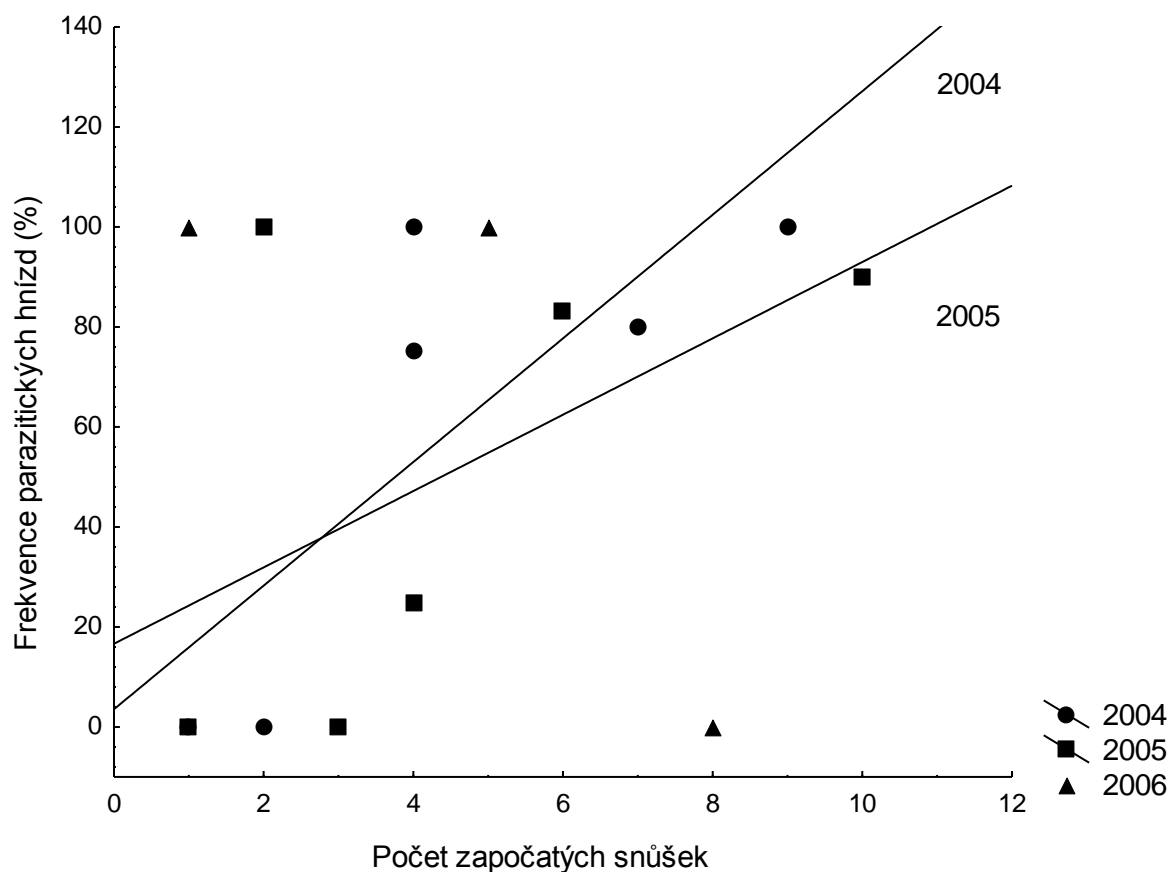


Obrázek 28. V grafu A je znázorněná distribuce počtu všech nalezených snůšek započatých v daném týdnu v roce 2005 v Biosférické rezervaci Třeboňsko. V Grafu B je znázorněna distribuce a procento parazitických hnízd. Proporce započatých snůšek a frekvence parazitismu se v průběhu hnízdní sezony nemění (Kolmogorov-Smirnovův dvou-výběrový test: $D = 0,67$, $p = 0,6$).

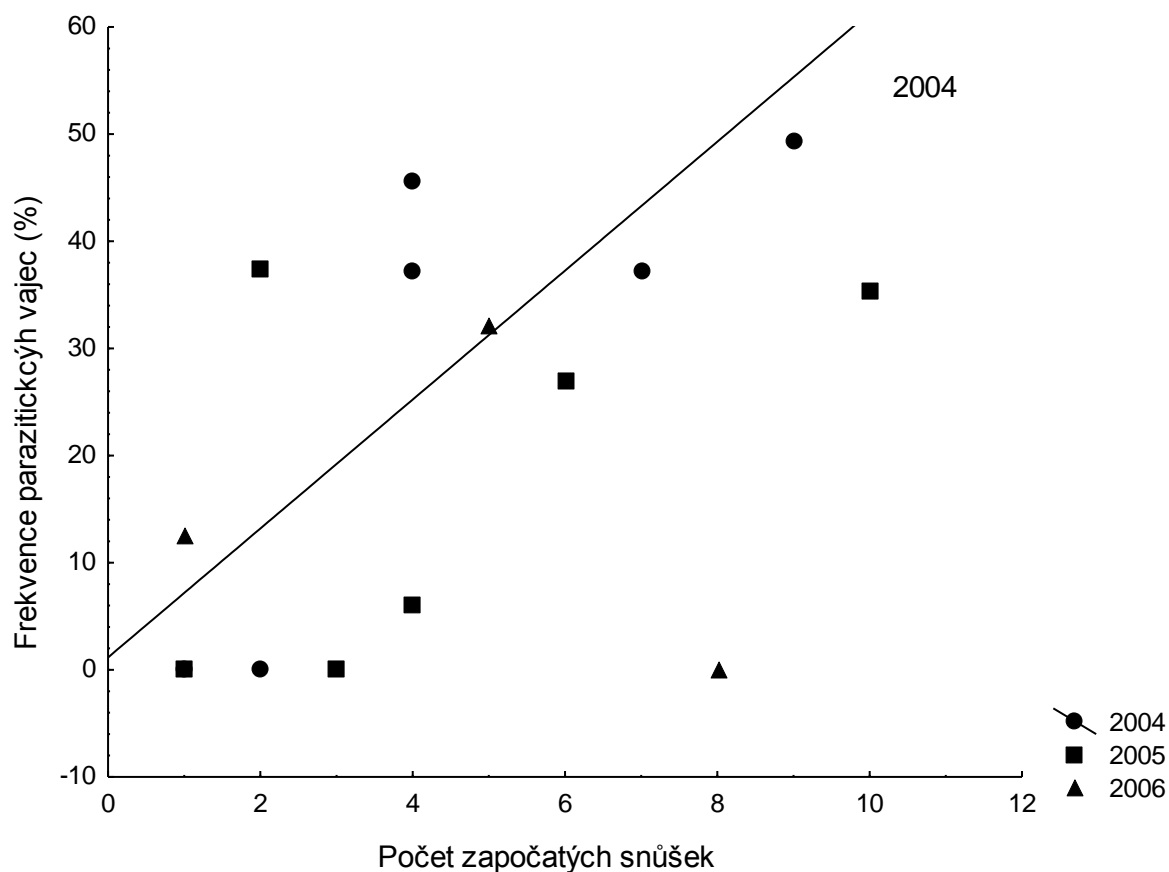


Obrázek 29. Počet hostitelských vajec a počet a procento parazitických vajec v roce 2004 v Biosférické rezervaci Třeboňsko. Proporce parazitických vajec se vzhledem k celkovému počtu vajec v průběhu sezony signifikantně neměnila (Kolmogorov-Smirnovův dvou-výběrový test: $D = 0,67$, $p = 0,6$).

Dále mě zajímalo, zda se s větším počtem započatých snůšek v jednotlivých týdnech mění frekvence parazitismu. Analýzu jsem pro jednotlivé roky provedla zvlášť. V roce 2004 jsem odhalila prokazatelně rostoucí závislost jak frekvence parazitických hnízd na počtu započatých snůšek (Spearmanova korelace; $r_s = 0,82$, $p = 0,05$; Obrázek 30) tak frekvence parazitických vajec na počtu započatých snůšek (Lineární regrese; $r^2 = 0,66$, $r = 0,81$, $p = 0,05$, $n = 6$; Obrázek 31). V roce 2005 nebyl prokazatelný vliv počtu započatých snůšek na frekvenci parazitických hnízd (Lineární regrese; $r^2 = 0,66$, $r = 0,81$, $p = 0,05$, $n = 6$; Obrázek 30), ani na frekvenci parazitických vajec (Lineární regrese; $r^2 = 0,3$, $r = 0,54$, $p = 0,27$, $n = 6$; Obrázek 31). V roce 2006 nebyla prokázána signifikantní závislost frekvence parazitických hnízd na počtu započatých snůšek (Spearmanova korelace: $r_s = -0,86$, $p = 0,33$; Obrázek 30) ani frekvence parazitických vajec na počtu započatých snůšek (Lineární regrese; $r^2 = 0,1$; $r = -0,316$; $p = 0,8$; Obrázek 31).



Obrázek 30. Vztah frekvence parazitických hnízd na počtu započatých snůšek (vztahuje se k jednotlivým týdnům v sezoně) v Biosférické rezervaci Třeboňsko (2004: Spearmanova korelace; $r_s = 0,82$, $p = 0,05$; 2005: Lineární regrese; $r^2 = 0,66$, $r = 0,81$, $p = 0,05$, $n = 6$; 2006: Spearmanova korelace: $r_s = -0,86$, $p = 0,33$).



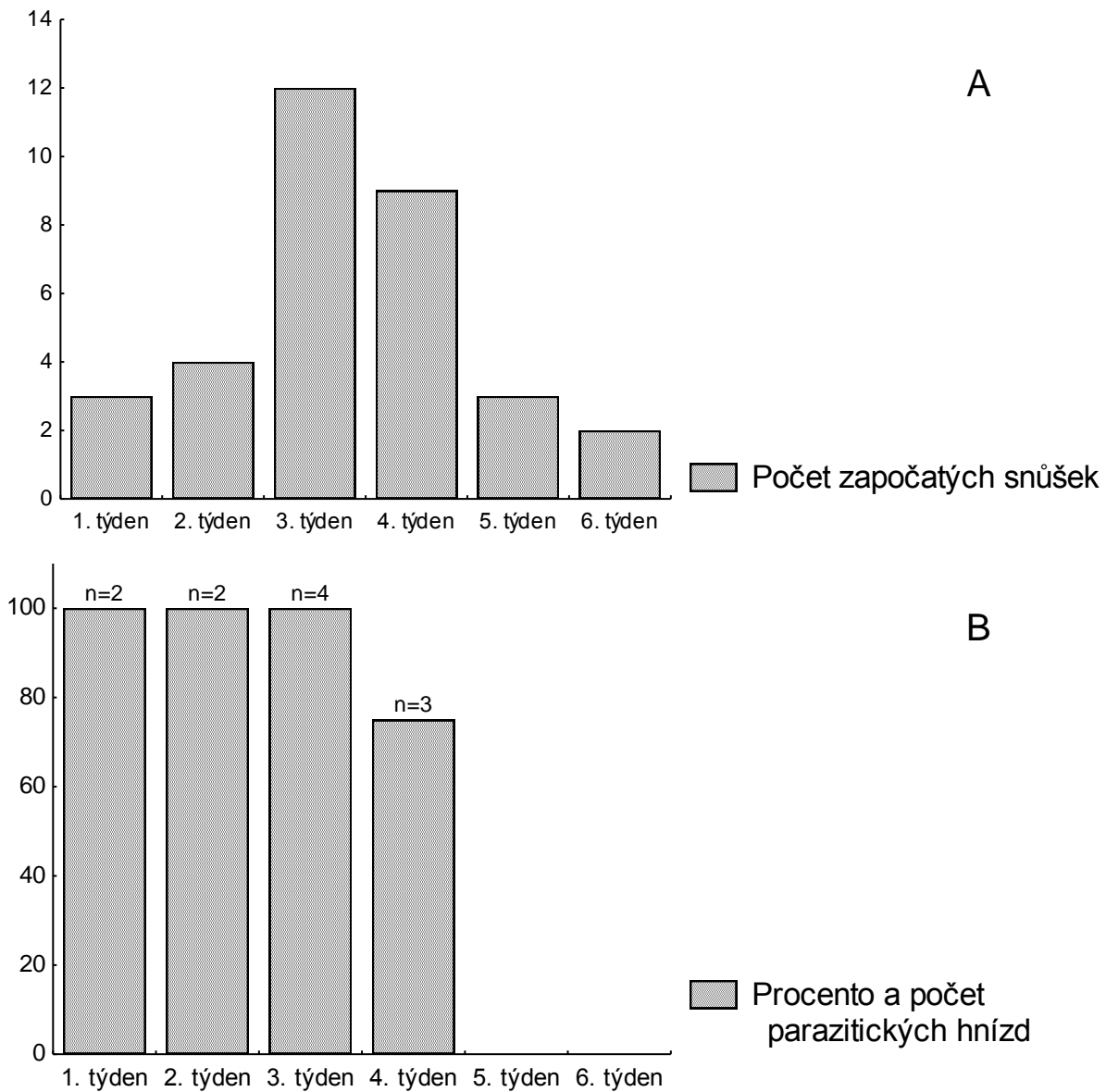
Obrázek 31. Vztah frekvence parazitických vajec na počtu započatých snůšek (vztahuje se k jednotlivým týdnům v sezoně) v Biosférické rezervaci Třeboňsko (2004: Lineární regrese; $r^2 = 0,66$, $r = 0,81$, $p = 0,05$, $n = 6$; 2005: Lineární regrese; $r^2 = 0,3$, $r = 0,54$, $p = 0,27$, $n = 6$; 2006: Lineární regrese; $r^2 = 0,1$; $r = -0,316$; $p = 0,8$, $n = 3$).

Pro testování pravděpodobnosti parazitace hnízda v závislosti na datu započetí snůšky během hnízdní sezony, jsem použila logistickou regresi. Zjistila jsem, že se tato pravděpodobnost nemění, zahrneme-li do modelu vliv roků (Logistická regrese; $z = 0,529$, $p = 0,597$) a nemění se ani v případě, že model zjednodušíme (Logistická regrese; $z = -0,437$, $p = 0,662$).

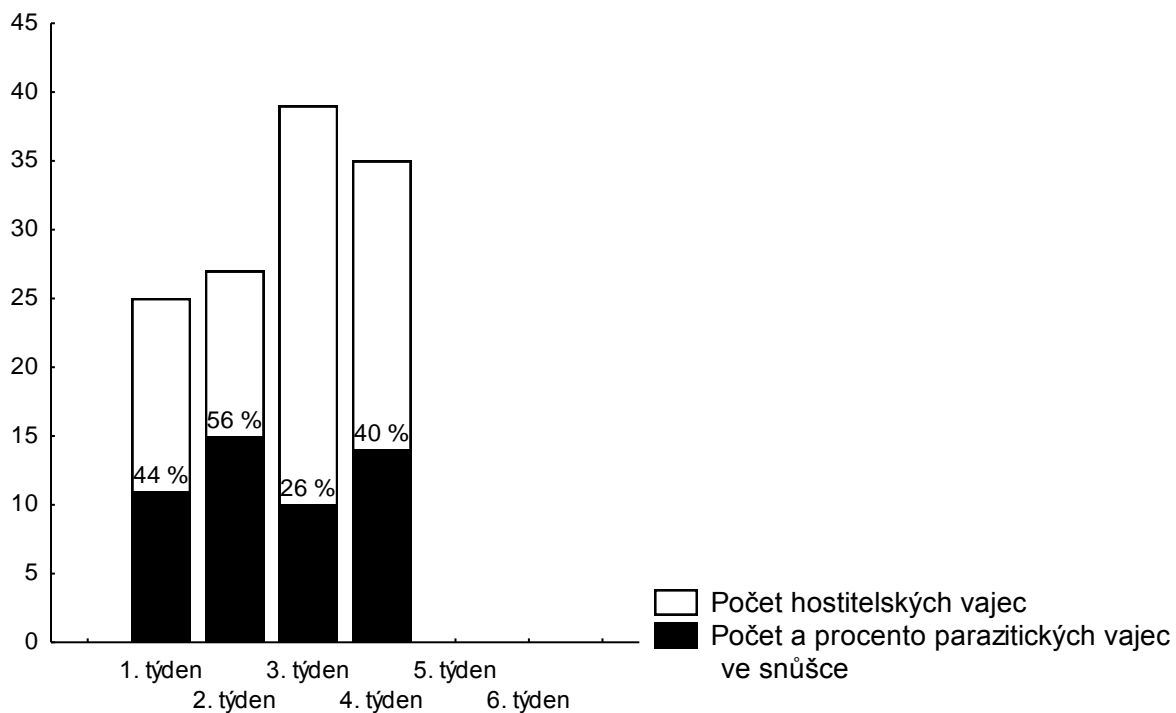
3. 7. Průběh hnízdní sezony a načasování parazitizmu v Biosférické rezervaci Poodří

Hnízdní sezony v CHKO Poodří jsem stejně jako sezony v Biosférické rezervaci Třeboňsko rozdělila na týdny a znázornila jsem distribuci hnízd a vajec pomocí sloupcových grafů. Hnízdní sezona trvala v roce 2008 zhruba 49 dní, v roce 2009 taktéž 47 dní a v roce 2010 přibližně 29 dní.

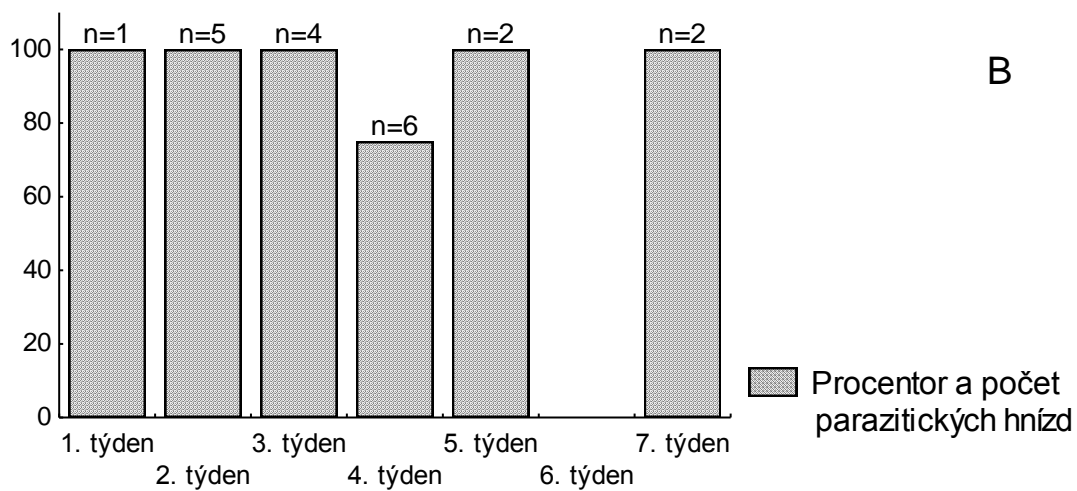
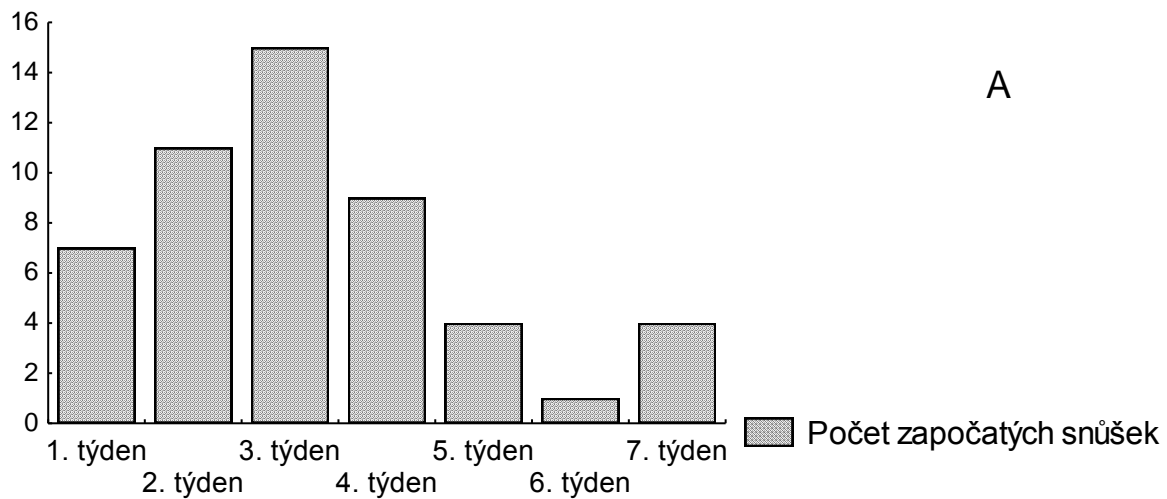
V CHKO Poodří taktéž neodpovídal počet odebíraných hnízd na parazitismus celkovému počtu započatých snůšek. Stejně jako v Biosférické rezervaci Třeboňsko tedy testuji rozdíl ve frekvenci parazitických hnízd vůči počtu započatých snůšek v jednotlivých týdnech. Frekvence parazitických hnízd neměla stejnou distribuci během hnízdní sezony oproti distribuci započatých snůšek ani v jednom roce (Kolmogorov-Smirnovův dvou-výběrový test: 2008: $D = 1$, $p = 0,016$; Obrázek 32; 2009: $D = 0,86$, $p = 0,01$; Obrázek 34; 2010: $D = 1$, $p = 0,047$; Obrázek 36). Proporci parazitických vajec jsem srovnávala s proporcí celkového počtu vajec odebraných na analýzu a zjistila jsem, že ta se v průběhu hnízdní sezony prokazatelně neměnila (Kolmogorov-Smirnovův dvou-výběrový test: 2008: $D = 0,67$, $p = 0,14$; Obrázek 33; 2009: $D = 0,67$, $p = 0,14$; Obrázek 35, 2010: $D = 0,4$, $p = 0,82$; Obrázek 37).



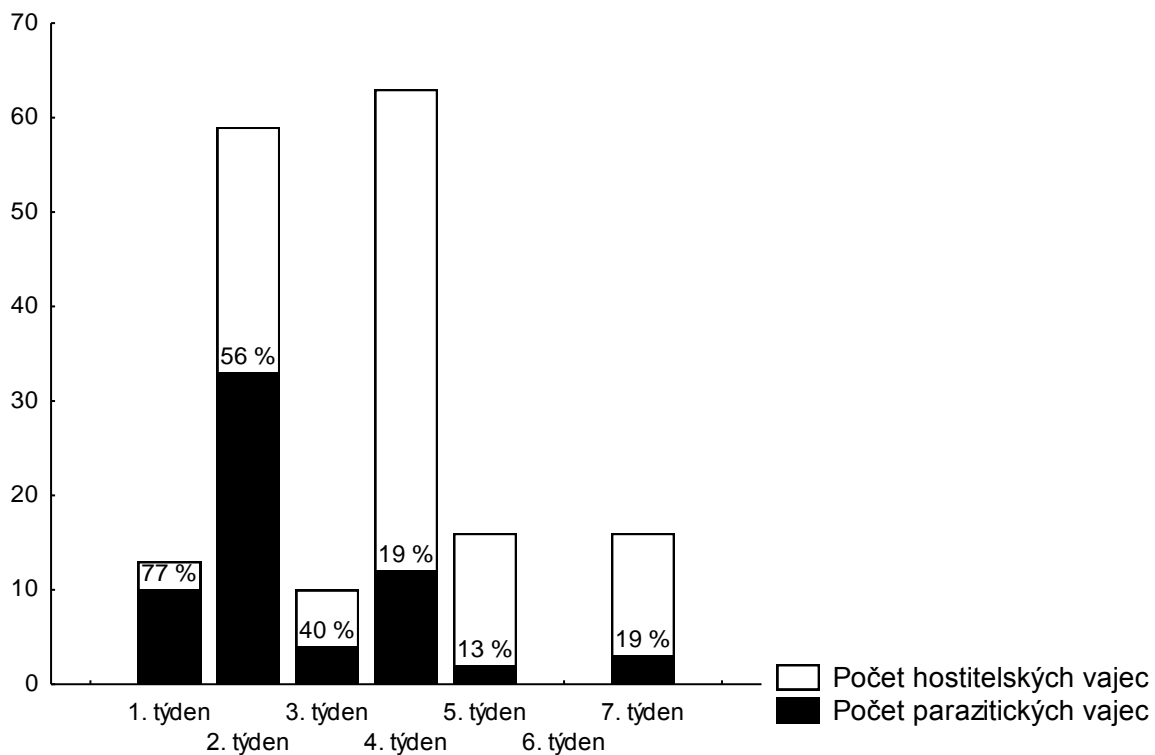
Obrázek 32. V grafu A je znázorněná distribuce počtu všech nalezených snůšek započatých v daném týdnu v roce 2008 v CHKO Poodří. V Grafu B je znázorněna distribuce a procento parazitických hnízd a to z celkového množství hnízd odebraných na analýzu parazitismu. Proporce započatých snůšek a frekvence parazitismu se v průběhu hnízdní sezony liší (Kolmogorov-Smirnovův dvou-výběrový test: $D = 1$, $p = 0,016$). V pátém a v šestém týdnu nebyla na analýzu parazitismu odebrány žádné vzorky.



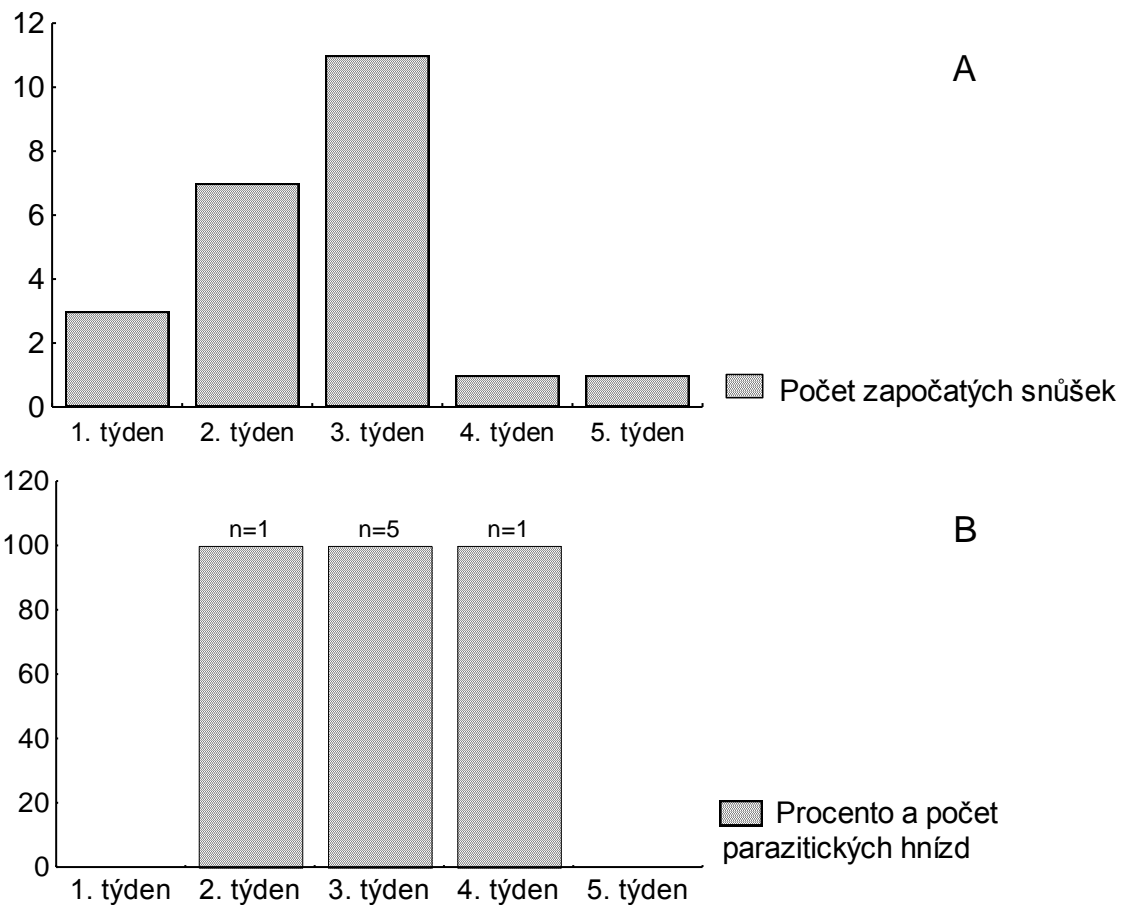
Obrázek 33. Počet hostitelských vajec a počet a procento parazitických vajec v roce 2008 v CHKO Poodří. Proporce parazitických vajec se vzhledem k celkovému počtu vajec v průběhu sezony signifikantně neměnila (Kolmogorov-Smirnovův dvou-výběrový test: $D = 0,67$, $p = 0,14$).



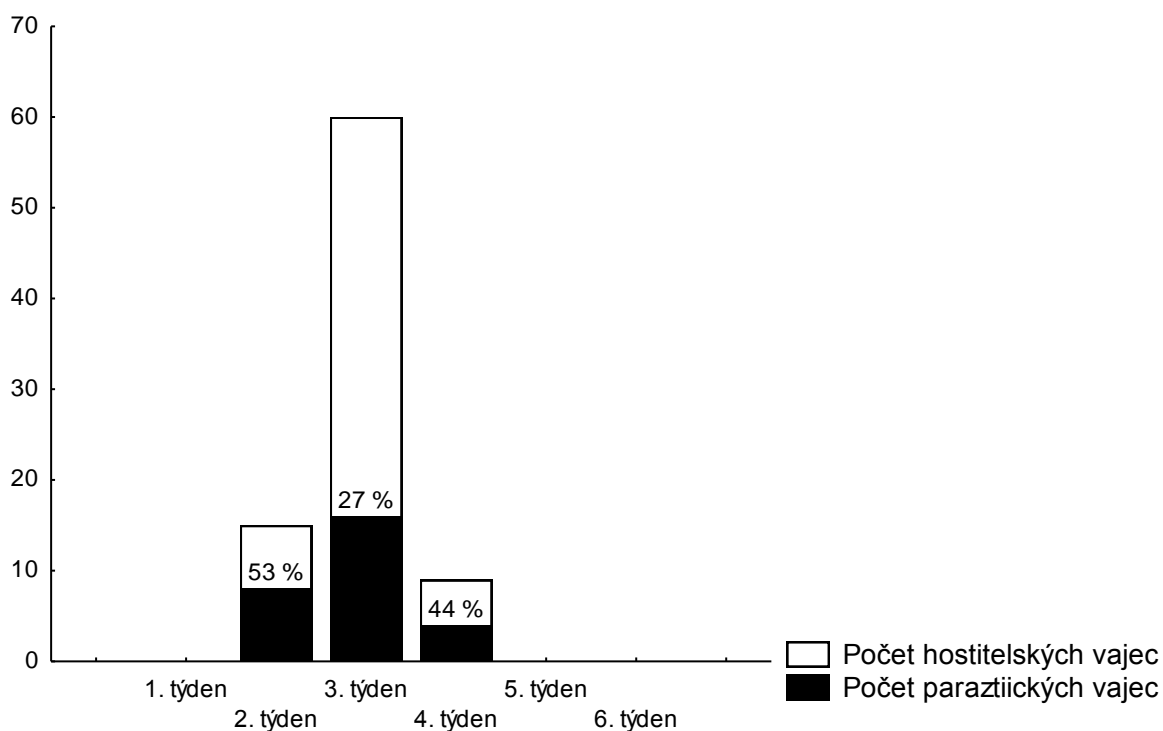
Obrázek 34. V grafu A je znázorněna distribuce počtu všech nalezených snůšek započatých v daném týdnu v roce 2009 v CHKO Poodří. V Grafu B je znázorněna distribuce a procento parazitických hnízd a to z celkového množství hnízd odebraných na analýzu parazitismu. Proporce započatých snůšek a frekvence parazitismu se v průběhu sezony liší (Kolmogorov-Smirnovův dvou-výběrový test: $D = 0,86$, $p = 0,01$).



Obrázek 35. Počet hostitelských vajec a počet a procento parazitických vajec v roce 2009 v CHKO Poodří. Proporce parazitických vajec se vzhledem k celkovému počtu vajec v průběhu sezony signifikantně neměnila (Kolmogorov-Smirnovův dvou-výběrový test: $D = 0,67$, $p = 0,14$).



Obrázek 36. V grafu A je znázorněná distribuce počtu všech nalezených snůšek započatých v daném týdnu v roce 2010 v CHKO Poodří. V Grafu B je znázorněna distribuce a procento parazitických hnízd a to z celkového množství hnízd odebraných na analýzu parazitismu. Proporce započatých snůšek a frekvence parazitismu se v průběhu sezony liší (Kolmogorov-Smirnovův dvou-výběrový test: $D = 1$, $p = 0,047$).



Obrázek 47. Počet hostitelských vajec a počet a procento parazitických vajec v roce 2009 v CHKO Poodří. Proporce parazitických vajec se vzhledem k celkovému počtu vajec v průběhu sezony signifikantně neměnila (Kolmogorov-Smirnovův dvou-výběrový test: $D = 0,4$, $p = 0,82$).

Dále jsem prováděla analýzu vlivu počtu započatých snůšek v jednotlivých týdnech na frekvenci parazitismu nezávisle mezi roky. V roce 2008 nebyl prokázán vliv počtu započatých snůšek na frekvenci parazitických hnízd (Spearmanova korelace; $r_s = -0,25$, $p = 0,74$, $n = 4$), ani na frekvenci parazitických vajec vejce (Lineární regrese; $r^2 = 0,73$; $r = -0,86$; $p = 0,14$, $n = 4$). V roce 2005 taktéž nebyl prokázán vztah mezi počtem započatých snůšek a frekvencí parazitických hnízd (Spearmanova korelace; $r_s = -0,12$, $p = 0,8$) ani frekvencí parazitických vajec (Lineární regrese; $r^2 = 0,05$; $r = 0,22$; $p = 0,73$, $n = 5$). V roce 2006 byla frekvence parazitických hnízd 100 %, proto jsem analýzu neprováděla. Nicméně ani vliv počtu započatých snůšek na frekvenci parazitických vajec nebyl prokazatelný (Lineární regrese; $r^2 = 0,32$; $r = -0,56$; $p = 0,62$, $n = 3$).

Pravděpodobnost parazitace hnízda závislosti na datu započetí snůšky během hnízdní sezony se v CHKO Poodří prokazatelně nemění (Logistická regrese; $z = -1,19$, $p = 0,23$), ani po zjednodušení modelu není vztah prokazatelný (Logistická regrese; $z = 1,1$, $p = 0,27$).

4. Diskuze

Proteinový fingerprinting je metoda, která se pro určení VHP začala využívat zhruba před deseti lety. Andersson a Åhlund (2001) prokázali u hohola severního, že vzor proužků, který odpovídá složení proteinů vaječného bílku, je pro samice individuální a opakovatelný v rámci jednoho roku, ale i mezi lety. Zároveň porovnávali, zda se liší výsledná naměřená frekvence parazitismu, mezi tradičními metodami a proteinovým fingerprintingem. Kritéria, jako výskyt dvou nových vajec během jednoho dne a snůška větší než 12 vajec, určila 14 % vajec jako parazitických a 56 % hnízd jako parazitických. Oproti tomu proteinový fingerprinting určil 36 % vajec a 68 % hnízd jako parazitická, tedy vyšší frekvenci parazitismu. Andersson a Åhlund (2001) také upozorňují na fakt, že dřívější studie VHP u hohola severního odhadovali jeho frekvenci mezi 34 % - 39 % hnízd. Domnívají se tedy, že VHP byl soustavně podhodnocován ve studiích, které k odhadu parazitismu využívají tradiční metody (Andersson a Åhlund 2001).

U kajky mořské byl VHP pomocí proteinového fingerprintingu již také určen (Waldeck et al. 2004, Waldeck a Andersson 2006, Waldeck et al. 2011). Frekvence mezi jednotlivými populacemi se navzájem liší, ale nezdá se, že nějak významně. U populace hnízdící na Špicberkách byla frekvence parazitických hnízd 19 % (Waldeck et al. 2011), dvě různé Kanadské populace hnízdící v deltách dvou řek měli frekvenci parazitických hnízd 22 % a 39 % (Waldeck a Andersson 2006) a frekvence parazitických hnízd populace hnízdící u Baltského moře na pobřeží Finska byla 20 % (Waldeck et al. 2004). Bjørn a Erikstad (1994) určovali parazitická hnízda podle toho, zda se ve snůšce objevilo nové vejce 3 a více dnů po jejím dokončení. Tak odhadli frekvenci parazitismu u Špicberské populace kajky na 2%. Robertson et al. (1992) si stanovili tři kritéria, pomocí kterých určovali parazitická hnízda. (1) Více vajec snesených do hnízda během jednoho dne, (2) pokud se objevilo cizí vejce před nebo po ukončení snůšky a (3) velká variance ve velikosti a barvě vajec uvnitř snůšky. Odhadli, že zhruba 42 % snůšek bylo parazitováno. Práce Robertsona et al. (1992) se zdá být konstantní s výše uvedenými molekulárními studiemi v procentuelním odhadu parazitismu.

Ač se tedy výsledky prací založených na molekulárních datech a tradičních metodách mohou lišit, zdá se, že kombinace několika tradičních metod může být adekvátní k odhadu frekvence parazitismu.

Další molekulárně genetická metoda, která se dnes používá pro určení VHP je DNA fingerprinting (Birkhead et al. 1990, Choudhury 1993, McRae a Burke 1996, Anderholm 2009, Reichart et al. 2010). Anderholm et al. (2009) ve své práci porovnávají výsledky proteinového fingerprintingu a analýzy mikrosatelitů DNA. Jen v jednom případě proteinový fingerprinting neurčil vejce jako parazitické, zatímco analýza mikrosatelitů ano. Nicméně bylo dokázáno, že proteinový a DNA fingerprinting jsou metody, které určují parazitismus s podobnou přesností (Anderholm et al. 2009, Reichart et al. 2010). Navíc proteinový fingerprinting má několik výhod. Vzorek vaječného bílku je možné odebrat ihned poté, co samice snese vejce. Lze tak zamezit ztrátě dat, ke které může dojít v průběhu inkubace snůšky, pokud je hnízdo zpředováno apod. Navíc je vaječný bílek striktně maternálního původu, čili reprezentuje pouze samici, která vejce snesla a nikoli samce, se kterým (-ými) se pářila. Je tak proto jednodušší určit maternitu vejce a identifikovat parazita, který svá vejce snesl do několika snůšek (Andersson a Åhlund 2001, Anderholm et al. 2009, Reichart et al. 2010).

U poláka velkého byl VHP již zaznamenán (Rohwer a Freeman 1989, Saylor 1992, Yom-Tov 2001), ale genetické doklady stále chyběly. Předpokládá se, že VHP je mezi poláky běžný (Saylor 1992). Reprodukční chování samic bylo popsáno u druhu poláka dlouhozobého (*Aythya valisineria*; Sorenson 1998), kdy byl zaznamenán jak mezidruhový, tak vnitrodruhový hnízdní parazitismus. V průběhu terénní práce jsme také mohli pozorovat, že i u poláka velkého se vykytuje mezidruhový hnízdní parazitismus. Samice v hnízdech inkubovala vejce zrzohlávky rudozobé (*Netta rufina*), poláka chocholačky (*Aythya fuligula*) nebo také kopřivky obecné (*Anas strepera*) a zároveň hnízda těchto druhů také parazitovala. Hnízdní parazitismus se vyskytuje i u dalších druhů rodu *Aythya* jako např. poláka amerického (*Aythya americana*) nebo poláka chocholačky (Saylor 1992).

4. 1. Frekvence hnízdního parazitismu

Výsledky mé diplomové práce prokázaly relativně vysokou frekvenci vnitrodruhového hnízdního parazitismu v obou studovaných populacích poláka velkého. V Biosférické rezervaci Třeboňsko bylo více jak 71 % hnízd parazitických a celkem jsme určili zhruba 31 % vajec, které nepatřili hostitelské samici. Podobné procento parazitismu bylo určeno již u

zmíněného hohola severního (68 % hnízd; Andersson a Åhlund 2001), nebo u kachnice kaštanové (*Oxyura jamaicensis*; 67 % hnízd; Reichart et al. 2010).

V CHKO Poodří byla míra parazitických hnízd prokazatelně vyšší a to zhruba o 20 %. Ze všech hnízd, která jsme použili na analýzu, bylo přes 92 % parazitických a celkem jsme určili víc jak 36 % parazitických vajec. Podobně vysoké procento parazitických hnízd bylo popsáno u kachničky karolínské (*Aix sponsa*). Semel et al. (1986) prováděli pozorování reprodukčního chování samic na umělé nádrži, kde byly rozmístěny dřevěné budky k hnízdění. Z 50 náhodně vybraných budek ve 25 hnízdily kachničky karolínské. Z těchto 25 budek pak 21 pozorovali denně. Ve 20 (95 %) z nich zaznamenali minimálně jednu v průběhu snášení vajec, že se v jeden den objevilo v hníždě ≥ 2 vejce, tedy je určili jako parazitická. Stanovit hnízdo pomocí tohoto kritéria jako parazitické však nemusí být vždy správné. Předpokládá se sice, že samice jsou schopné snést během jednoho dne pouze jedno vejce (Alisauskas a Ankney 1992), ale např. u kajky mořské může být interval mezi snesením vejce < 20 hodin (Watson et al. 1993). Míra parazitismu v tomto případě může být nadhodnocená. Autoři uvádí ještě další faktory, které mohli ovlivnit míru parazitismu. Zaprvé, umělé budky jsou na viditelných místech a parazit tak vidí, kde samice hnízdí. Viditelná a snadno lokalizovatelná místa jsou s větší pravděpodobností parazitována (Sayler 1992). A zadruhé, umělé budky jsou nepřírozeně umístěny ve vyšších koncentracích. Vysoká frekvence parazitismu byla u tohoto druhu určena i pomocí mikrosatelitů. V přírodní populaci byla frekvence parazitických hnízd 85 % (Nielsen et al. 2006b). Autoři se domnívají, že je to díky větší přesnosti měření pomocí genetických markerů. Dřívější metody u přirozeně hnízdících populací totiž určovali míru parazitismu výrazně menší (26 %, Ryan et al. 1998; 6,6 %, citováno v Nielsen et al. 2006b). VHP se předpokládá u druhů hnízdících v dutinách jako je právě kachnička karolínská (Semel a Sherman 1986, Semel a Sherman 2001, Nielsen 2006a,b) nebo hohol severní (Andersson a Åhlund 2001).

Vliv hnízdní hustoty na frekvenci parazitismu byl prokázán u populace kajky mořské (Waldeck et al. 2004), která hnízdila na ostrovech, na kterých procento parazitických hnízd kolísalo od 4-55 %. Bylo prokázáno, že frekvence parazitických hnízd roste s hnízdní hustotou. V naší populaci se vliv hnízdní hustoty na frekvenci parazitismu mezi ostrovy neprojevil. Je to možná z toho důvodu, že frekvence parazitismu je opravdu vysoká a to i v rámci jednotlivých ostrovů. V Biosférické rezervaci Třeboňsko jsem prokázala, že frekvence parazitických vajec roste s hnízdní hustotou na úrovni rybníků. Indikuje to, že parazitická samice je aktivní na širší škále, než je samotný ostrov, na kterém se nachází.

Frekvence parazitických hnízd s hnízdní hustotou ale prokazatelně nerostla. To by znamenalo, že s hnízdní hustotou roste počet parazitických vajec v hníždě, čili intenzita parazitismu na snůšku.

U vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*; Møller 1998) se parazitismus zdál být častější v letech, kdy populace byly větší a zároveň ve větších koloniích. V CHKO Poodří jsem mezi léty zaznamenala opačný trend, nicméně v závislosti na hnízdní hustotě a ne na velikosti kolonie. Frekvence parazitických hnízd klesala s hnízdní hustotou. Je pravděpodobné, že tato závislost je ovlivněná nepřesným měřením hnízdní hustoty, jelikož odebrání vzorků neprobíhalo kompletně v rámci celé sub-populace, jak tomu bylo na Třeboňsku. Předpokládáme, že hnízdní hustota na rybníku Bezruč mohla být vyšší. Navíc v roce 2010 byly v Poodří povodně, což také mohlo mít efekt na míru parazitismu a zároveň nepřesnost měření, jelikož práce v terénu byla omezená.

U kachnice kaštanové (*Oxyura jamaicensis*; Reichart et al. 2010) vliv hnízdní hustoty neprokázali, zato přikládají důležitost synchronizaci samic během hnízdění. Pokud samice hnízdí synchronně, tak je v daném čase k dispozici víc hnízd k parazitaci a zároveň samic, které mohou parazitovat.

4. 2. Velikost snůšky

V Biosférické rezervaci Třeboňsko a v CHKO Poodří byl průměrný počet vajec ve snůšce zhruba 9 resp. 10. Pokud vyloučíme vejce parazitická, velikost hostitelské snůšky klesne zhruba na 6 vajec. Zjistila jsem, že velikost parazitovaných hnízd je prokazatelně větší, než hnízd, které parazitovány nebyly. U některých druhů bylo prokázáno, že s větší snůškou mohou souviset ztráty pro hostitele. Větší snůšky vyžaduje delší inkubaci, což může vést k větší pravděpodobnosti predace (Nielsen et al. 2006a). Inkubace větší snůšky může být nedostatečná a líhivost mláďat tak může klesat (Semel a Sherman 2001, Weigmann a Lamprecht 1991). Větší fyziologické nároky spojené s inkubací a rodičovskou péčí mohou ovlivnit budoucí přežívání samic (Brown a Brown 1998). Dále inkubace větší snůšky může způsobit poruchy imunitní funkce (Hansen et al. 2005) a snížit pravděpodobnost budoucí reprodukce (Milnoff et al. 2004).

Reakce hostitele na větší počet parazitických vajec ve snůšce, může být redukce vlastního počtu vajec. Může se tak uchránit před riziky spojené s inkubací velké snůšky (Weigmann a Lamprecht 1991, Brown a Brown 1998, Semel a Sherman 2001, Milnoff et al. 2004, Hansen et al. 2005, Nielsen et al. 2006a). V CHKO Poodří, jsem zjistila, že počet hostitelských vajec ve snůšce klesá s rostoucím počtem vajec parazitických. Andersson & Eriksson (1982) ve své studii prokázali, že hohol severní může reagovat na parazitismus snížením počtu produkce vlastních vajec, ale jen pokud je parazitován během prvních pěti dní, kdy snáší vejce. U kajky mořské (Erikstad a Bustnes 1994) bylo také prokázáno, že pokud jsou do snůšky přidána 3 vejce během prvních dvou dní, hostitelská samice sníží produkci vlastních vajec.

Dugger a Blums (2001) publikovali výsledky podobného experimentu na poláku velkém a poláku chocholačce. Zjistili, že hostitelská snůška není ovlivněna, při střední hodnotě parazitismu, čili pokud jsou do hnízda přidána tři vejce. Zároveň nebyl prokázán ani vliv parazitismu na líhivost hostitelských vajec, nebo úspěšnost hnízda. Parazitismus neměl ani negativní efekt na přežívání dospělců u poláka velkého a poláka chocholačky.

4. 3. Investice do parazitického vejce

Můj předpoklad byl takový, že investice samice do parazitických vajec bude malá, jelikož parazitismus u prekociálních druhů může být riskantní. Je to především z důvodu, že pro úspěšnost parazitického vejce u prekociálních druhů je velmi důležitá synchronizace parazita se začátkem inkubace hostitele. Samice totiž odvádí mláďata velmi rychle od vylíhnutí prvního z nich (Flint et al. 1994). Proto, pokud jsou vejce parazita pozadu za vývojem hostitelských vajec, mají jen nízkou pravděpodobnost, že se vylíhnou (Findlay a Cooke 1982, Flint et al. 1994). U bernešky bělolící (*Branta leucopsis*; Anderholm et al. 2009) se z 50 parazitických vajec, které byly sneseny v pozdější inkubační fázi hostitele, vylíhly pouze 3 mláďata.

Výhody malého vejce pro parazita tedy jsou, že inkubace menšího vejce je kratší (Arnold 1993, Nicolai et al. 2004). Pokud tedy parazit snese vejce do hnízda po začátku inkubace, je zde stále šance, že se vejce vylíhne. Zároveň, pravděpodobnost, že se parazitické

vejce vylíhne, je malá (Findlay a Cooke 1982, Flint et al. 1994, Nielsen et al. 2006a, Jaatinen et al. 2011), a proto se samici nevyplatí do nich tolik investovat.

Nicméně rozdíl v hmotnosti parazitických a neparazitických vajec jsem neprokázala. V nedávné studii bylo u bernešky bělolící dokonce prokázáno, že parazitické samice kladou vejce do hnízd hostitelům, kteří mají podobně veliká vejce. Předpokládají, že je to strategie parazitů, která má zabránit odvrhnutí parazitického vejce, a/nebo strategii, která zajistí synchronizaci v líhnutí vajec (Lemons a Sedinger 2011).

4. 4. Průběh hnízdní sezony

Na Třeboňsku míra parazitismu kopíruje distribuci započatých snůšek během hnízdní sezony. Nevidíme zde tedy žádný trend, který by nám naznačoval, že parazité kladou vejce především v pozdější fázi hnízdní sezony, jak se očekává u samic mladých, samic ve špatné kondici, nebo těch, které ztratili hnízdo (Eadie 1988). Tento trend nebyl zaznamenán např. ani u kachny divoké (*Anas platyrhynchos*; Kreisinger 2010). U kajky mořské ve studii Waldecka et al. (2011) a Robertsona (1992) takovýto trend prokázán také nebyl. Zároveň se v průběhu hnízdní sezony může uplatnit vliv synchronického hnízdění, kdy během největší hnízdní hustoty neúměrně stoupne míra parazitace (Sayler 1992). Oproti dvěma zmíněným studiím, Bjørn a Erikstad (1994) u kajky mořské zaznamenali vyšší frekvenci parazitismu v době největší hnízdní hustoty a zároveň později v hnízdní sezoně. Zde se uplatnil jak efekt synchronního hnízdění, tak předpoklad, že v závěru sezony samice využívají parazitismus jako „záchrannou“ neboli „best-of-a-bad-job“ strategii. Tyto rozdíly mezi populacemi jsou patrně dány rozdílnými ekologickými podmínkami, které se můžou lišit mezi lokalitami, ale také mezi lety.

Průběh hnízdní sezony v CHKO Poodří je odlišný od průběhu sezony na Třeboňsku. Frekvence parazitických hnízd nekopíruje distribuci započatých snůšek v průběhu sezony. Zatímco největší počet započatých snůšek je, podobně jako na Třeboňsku, zhruba uprostřed hnízdní sezony, frekvence parazitických hnízd je téměř konstantní a vysoká (až 100 %). Takový výsledek mohlo ovlivnit to, že studované sub-populace jsou součástí většího celku a parazitismu se mohli účastnit i samice, které hnízdily jinde.

5. Závěr

Vnitrodruhový hnízdní parazitismus je u poláka velkého běžná reprodukční strategie, která byla v našich populacích prokázána s vysokou frekvencí. V Biosférické rezervaci Třeboňsko jsme v letech 2004-2006 zaznamenali 72 % (41) parazitických hnízd a 32 % (165) parazitických vajec. V CHKO Poodří byla frekvence parazitických hnízd dokonce zhruba o 20 % vyšší a to 93 % (39). Frekvence parazitických vajec byla 37 % (153). Rozdílná míra parazitismu mezi lokalitami může být způsobena tím, že populace v CHKO Poodří je několikrát větší a zahrnuje několik sub-populací, zatímco na Třeboňsku je populace malá a relativně izolovaná od okolí. Podobně míra parazitismu kolem 70 % parazitických hnízd byla zaznamenána i u jiných vodních ptáků jako hohol severní (Andersson a Åhnlund 2001) nebo kachnice kaštanová (Reichart et al. 2010). V CHKO Poodří byla míra parazitace opravdu vysoká. Podobně jako v populaci kachničky karolínské (Semel a Sherman 1986), kde bylo důvodem patrně hnízdění v nepřírodných podmínkách (umělé budky blízko sebe a na viditelných místech). Frekvence parazitických hnízd rostla s hnízdní hustotou na úrovni rybníků v Biosférické rezervaci Třeboňsko, což znamená, že parazité jsou aktivní na širší škále, než je ostrov. Vliv hnízdní hustoty na frekvenci parazitismu byl již prokázán např. u kajky mořské (Waldeck et al.) nebo vlaštovky obecné (Møller 1998). Jak v Biosférické rezervaci Třeboňsko, tak v CHKO Poodří bylo ukázáno, že velikost parazitických snůšek je větší než velikost snůšek, které parazitované nebyly. V CHKO Poodří byla navíc prokázána negativní vztah počtu hostitelských vajec ve snůšce v závislosti na počtu parazitických vajec ve snůšce. To může indikovat, že samice se snaží omezit počet vajec v hníždě a snížit tak náklady na inkubaci. Takové chování již bylo v experimentálních studiích u některých druhů prokázáno (Andersson & Eriksson 1982, Erikstad a Bustnes 1994), ale v experimentu samice poláka velkého na přidání vajec do hnízda nereagovali (Dugger a Blums 2001). Počet samic, které parazitovaly jedno hnízdo, byl v rozmezí od 1 do 7 (přibližně 2 až 3 parazitické samice na hnízdo). Frekvence parazitických hnízd se vůči proporci započatých snůšek během hnízdní sezony v Biosférické rezervaci Třeboňsko neměnila. V CHKO Poodří se frekvence parazitických hnízd vůči proporci započatých snůšek měnila, ale sama o sobě byla téměř konstantní a vysoká. To může být způsobeno tím, že sub-populace, které jsme v Poodří studovali, jsou součástí většího celku, a proto zde může být aktivních daleko více samic, než jen ty, které zde snůšky inkubují.

6. Seznam použité literatury

- Åhlund, M., Andersson, M. (2001) Brood parasitism - Female ducks can double their reproduction. Nature **414**(6864):600-601
- Alisauskas, R. T., Ankney, C. D. (1992) The cost of egg laying and its relationship to nutrient reserves in waterfowl. In: Batt, B. D. J., Afton, A. D., Anderson, M. G., Ankney, C. D., Johnson, D. G., Kadlec, J. A. & Krapu, G. L. (eds): Ecology and management of breeding waterfowl. University of Minnesota Press, Minneapolis & London.
- Anderholm, S., Marshall, R.C., van der Jeugd, H.P., Waldeck, P., Larsson, K., Andersson, M. (2009) Nest parasitism in the barnacle goose: evidence from protein fingerprinting and microsatellites. Animal behavior **78**(1):167-174
- Andersson, M. (1984) Brood parasitism within species. In: Producers and scroungers: Strategies of Exploitation and parasitism, ed. CJ Barnard: 195-228. London: Croom Helm
- Andersson, M. (2001) Relatedness and the evolution of conspecific brood parasitism. American naturalist **158**(6): 599-614
- Andersson, M., Eriksson, M.O.G. (1982) Nest parasitism in goldeneyes *Bucephala clangula* - Some evolutionary aspects. American Naturalist **120**(1):1-16
- Andersson, M., Åhlund, M. (2001) Protein fingerprinting: A new technique reveals extensive conspecific brood parasitism. Ecology **82**(5):1433-1442
- Ar, A., Yom-Tov, Y. (1978) Evolution of parental care in birds. Evolution **32**(3): 655-669
- Arnold, T.W. (1993) Factors affecting egg viability and incubation-time in prairie dabbling ducks. Canadian journal of zoology-revue canadienne de zoologie **71**(6):1146-1152
- Beauchamp, G. (1997) Determinants of intraspecific brood amalgamation in waterfowl. Auk **114**:11-21
- Birkhead, T.R., Burke T., Zann R, Hunter F.M., Krupa A.P. (1990) Extra-pair paternity and intraspecific brood parasitism in wild zebra finches *Taeniopygia guttata*, revealed by DNA fingerprinting. Behavioral Ecology and Sociobiology **27**(5):315 -324
- Bjørn, T.H., Erikstad, K.E. (1994) Patterns of intraspecific nest parasitism in the high arctic common eider (*Somateria-mollissima-borealis*). Canadian journal of zoology-revue canadienne de zoologie **72**(6):1027-1034
- Brockmann, H.J. (1993) Parasitizing conspecifics - comparisons between hymenoptera and birds. Trends in ecology & evolution **8**(1):2-4
- Brown, C.R., Brown, M.B. (1998) Fitness components associated with alternative reproductive tactics in cliff swallows. Behavioral ecology **9**(2):158-171

- Choudhury, S., Jones, C.S., Black, J.M., Prop, J. (1993) Adoption of young and intraspecific nest parasitism in Barnacle Geese. Condor **95**(4):860-868
- Dugger, B.D., Blums, P. (2001) Effect of conspecific brood parasitism on host fitness for Tufted Duck and Common Pochard. Auk **118**(3):717-726
- Eadie, J.M., Kehoe F.P., Nudds T.D. (1988) Pre-hatch and post-hatch brood amalgamation in North-American Anatidae - A Review of hypotheses. Canadian Journal of Zoology- Revue Canadienne de Zoologie **66**(8):1709-1721
- Eadie, J.M., Fryxell, J.M. (1992) Density dependence, frequency-dependence, and alternative nesting strategies in goldeneyes. American naturalist **140**(4): 621-641
- Eadie, J.M., Lyon, B.E. (1998) Cooperation, conflict, and Creching behavior in goldeneye ducks. American naturalist **151**(5):397-408
- Eadie, J. M., Smith J.N., Zadworny D., Kuehnlein U., Cheng K. (2010) Probing parentage in parasitic birds: an evaluation of methods to detect conspecific brood parasitism using goldeneyes *Bucephala islandica* and *Bl. clangula* as a test case. Journal of avian biology **41**(2):163-176
- Erikstad, K.E., Bustnes, J.O. (1994) Clutch size determination in common eiders - an egg removal and egg addition experiment. Journal of avian biology **25**(3):215-218
- Field, J. (1992) Intraspecific parasitism as an alternative reproductive tactic in nest-building wasps and bees. Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society **67**(1):79-126
- Findlay, C.S., Cooke, F. (1982) Breeding synchrony in the lesser Snow Goose (*Anser-caerulescens-caerulescens*) .1. Genetic and environmental components of hatch date variability and their effects on hatch synchrony. Evolution **36**(2):342-351
- Flint, P.L., Lindberg M.S., MacCluskie M.C., Sedinger J.S. (1994) The adaptive significance of hatching synchrony of waterfowl eggs. Wildfowl **45**:248-254
- Griffith, S.C., Owens, I.P.F., Thuman, K.A. (2002). Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. Molecular ecology **11**(11):2195-2212
- Gronstol, G., Blomqvist D., Wagner R.H. (2006) The importance of genetic evidence for identifying intra-specific brood parasitism. Journal of avian biology **37**(2):197-199
- Hanssen, S.A., Hasselquist D., Folstad I., Erikstad K.E. (2005) Cost of reproduction in a long-lived bird: incubation effort reduces immune function and future reproduction. Proceedings of The Royal Society B-biological Sciences **272**(1567):1039-1046
- Hartke, K.M., Grand, J.B., Hepp, G.R., Folk, T.H. (2006) Sources of variation in survival of breeding female Wood Ducks. Condor **108**(1):201-210
- Hořák, D., Klvaňa, P. (2009) Alien egg retrieval in common pochard: Do females discriminate between conspecific and heterospecific eggs? Annales zoologici fennici **46**(3):165-170

- Jaatinen, K., Lehtonen, J., Kokko, H. (2011) Strategy selection under conspecific brood parasitism: an integrative modeling approach. Behavioral ecology **22**(1):144-155
- Kendra, P.E., Roth, R.R., Tallamy D.W. (1988) Conspecific brood parasitism in the House Sparrow. Wilson bulletin **100**(1):80-90
- Kreisinger, J., Munclinger, P., Javurkova, V., Albrecht, T. (2010) Analysis of extra-pair paternity and conspecific brood parasitism in mallards *Anas platyrhynchos* using non-invasive techniques. Journal of avian biology **41**(5):551-557
- Lahti, D.C., Lahti, A.R. (2002) How precise is egg discrimination in weaverbirds? Animal behaviour **63**:1135-1142
- Larsson, K., Tegelstrom, H., Forslund, P. (1995) Intraspecific nest parasitism and adoption of young in the Barnacle Goose - effects on survival and reproductive-performance. Animal behavior **50**:1349-1360
- Lemons, P.R., Sedinger, J.S. (2011) Egg size matching by an intraspecific brood parasite. Behavioral ecology **22**(4):696-700
- Lombardo, M.P., Power, H.W., Stouffer, P.C., Romagnano, L.C., Hoffenberg, A.S. (1989) Egg removal and intraspecific brood parasitism in the European Starling (*Sturnus vulgaris*). Behavioral Ecology and Sociobiology **24**(4):217-223
- Loonen, M.J.J.E., Bruinzeel, L.W., Black, J.M., Drent, R.H. (1999) The benefit of large broods in Barnacle Geese: a study using natural and experimental manipulations. Journal of animal ecology **68**(4): 753-768
- Lopez-Sepulcre, A., Kokko, H. (2002) The role of kin recognition in the evolution of conspecific brood parasitism. Animal Behaviour **64**:215-222
- Lyon, B.E. (1993) Conspecific brood parasitism as a flexible female reproductive tactic in American Coots. Animal behavior **46**(5): 911-928
- Lyon, B. (2007) Mechanism of egg recognition in defenses against conspecific brood parasitism: American coots (*Fulica americana*) know their own eggs. Behavioral ecology and sociobiology **61**(3): 455-463
- Lyon, B.E., Everding, S. (1996) High frequency of conspecific brood parasitism in a colonial waterbird, the Eared Grebe *Podiceps nigricollis*. Journal of avian biology **27**(3):238-244
- Lyon, B.E., Hochachka, W.M., Eadie, J.M. (2002) Paternity-parasitism trade-offs: A model and test of host-parasite cooperation in an avian conspecific brood parasite. Evolution **56**(6):1253-1266
- Lyon, B.E., Eadie, J.M. (2008). Conspecific Brood Parasitism in Birds: A Life-History Perspective. Annual review of ecology, evolution, and systematics **39**(1):343 -363
- McRae, S.B. (1997) Identifying eggs of conspecific brood parasites in the field: a cautionary note. Ibis **139**(4): 701-704

- McRae, S.B., Burke T. (1996) Intraspecific brood parasitism in the moorhen: Parentage and parasite-host relationships determined by DNA fingerprinting. Behavioral ecology and sociobiology **38**(2): 115-129
- McWhirter, R.B. (1989) On the rarity of intraspecific brood parasitism. Condor **91**(2):485-492
- Milonoff, M., Pöysä, H., Runko, P., Ruusila, V. (2004) Brood rearing costs affect future reproduction in the precocial common Golden Eye *Bucephala clangula*. Journal of avian biology **35**(4):344_351
- Møller, A.P. (1998) Density-dependent intraspecific nest parasitism and anti-parasite behavior in the Barn Swallow *Hirundo rustica*. In: Parasitic Birds and Their Hosts: Studies in Coevolution (eds Rothstein SI, Robinson SK), pp. 396–406. *Oxford University Press, Oxford*.
- Nicolai, C.A., Sedinger, J.S., Wege, M.L. (2004) Regulation of development time and hatch synchronization in Black Brant (*Branta bernicla nigricans*). Functional ecology **18**(3):475-48
- Nielsen, C.R., Parker P.G., Gates R.J. (2006a) Intraspecific nest parasitism of cavity-nesting wood ducks: costs and benefits to hosts and parasites. Animal Behaviour **72**:917-926
- Nielsen, C.R., Gates, R.J., Parker, P.G. (2006b) Intraspecific nest parasitism of wood ducks in natural cavities: Comparisons with nest boxes. Journal of wildlife management **70**(3):835-843
- Nielsen, C.R., Semel, B., Sherman, P.W., Westneat, D.F., Parker, P.G. (2006c) Host-parasite relatedness in wood ducks: patterns of kinship and parasite success. Behavioral ecology **17**(3):491-496
- Öst, M., Vitikainen, E., Waldeck, P., Sundström, L., Lindström, K. A. I., Hollmen, T., Franson, J. C. & Kilpi, M. (2005) Eider females form non-kin broodrearing coalitions. Molecular Ecology **14**:3903–3908.
- Öst, M., Clark, C.W., Kilpi, M., Ydenberg, R. (2007) Parental effort and reproductive skew in coalitions of brood rearing female Common Eider. American naturalist **169**(1):73-86
- Payne, R.B. (1977) Ecology of brood parasitism in birds. Annual Review of ecology and systematics **8**:1-28
- Petrie, M., Kempnaers, B. (1998). Extra-pair paternity in birds: explaining variation between species and populations. Trends in ecology & evolution **13**(2): 52-58
- Reichart, L.M., Anderholm, S., Munoz-Fuentes, V., Webster, M.S., (2010) Molecular identification of brood-parasitic females reveals an opportunistic reproductive tactic in Ruddy Duck. Molecular ecology **19**(2): 401-413
- Robertson, G.J., Watson, M.D., Cooke, F. (1992) Frequency, timing and costs of intraspecific nest parasitism in the Common Eider. Condor **94**(4):871 -879
- Rohwer, F.C. (1985) The adaptive significance of clutch size in prairie ducks. Auk **102**(2):354-361

- Rohwer, F.C. (1988) Interspecific and intraspecific relationships between egg size and clutch size in waterfowl. Auk **105**(1):161-176
- Rohwer, F.C., Freeman, S. (1989) The distribution of conspecific brood parasitism in birds. Canadian Journal of Zoology **67**: 239-253
- Rothstein, S.I. (1975) Mechanisms of avian egg-recognition - do birds know their own eggs. Animal behaviour **23**(MAY): 268-&
- Ryan, D.C., Kawula, R.J., Gates, R.J. (1998) Breeding biology of wood ducks using natural cavities in southern Illinois. Journal of wildlife management **62**(1):112-123
- Saino, N., Fasola, M. (1993) Egg and nest recognition by 2 tern species (Sternidae-Aves). Ethology ecology & evolution **5**(4):467-476
- Sayler, R.D. (1992) Ecology and evolution of brood parasitism in waterfowl. In: Batt, B. D. J., Afton, A. D., Anderson, M. G., Ankney, C. D., Johnson, D. H., Kadlec, J. A. and Krapu, G. L. (eds), Ecology and management of breeding waterfowl. *University of Minnesota Press, Minneapolis & London*.
- Semel, B., Sherman, P.W. (1986) Dynamics of nest parasitism in Wood Ducks. Auk **103**(4): 813-816
- Semel, B., Sherman, P.W., Byers S.M. (1988) Effects of brood parasitism and nest-box placement in Wood Duck breeding. Condor **90**(4):920 -930
- Semel, B., Sherman, P.W. (2001) Intraspecific parasitism and nest-site competition in Wood Ducks. Animal behaviour **61**:787-803
- Sorenson, M.D. (1991) The functional-significance of parasitic egg-laying and typical nesting in Redhead Ducks-an analysis of individual behaviour. Animal behaviour **42**:771-796
- Sorenson, M.D. (1992) Why is conspecific nest parasitism more frequent in waterfowl than in other birds-Comment. Canadian journal of zoology-Revue canadienne de zoologie **70**(9): 1856-1858
- Sorenson, M.D. (1998) Effects of intra- and interspecific brood parasitism on a precocial host, the Canvasback, *Aythya valisineria*. Behavioral ecology **8**(2):153-161
- Taborsky, M., Oliveira, R. F., Brockmann, H. J., (2008) The evolution of alternative reproductive tactics: concepts and questions. Alternative reproductive tactics: an integrative approach. *Cambridge university press*.
- Tallamy, D.W. (2005) Egg dumping in insects. Annual Review of Entomology **50**:347-370
- Waldeck, P., Kilpi, M., Öst, M., Andersson, M. (2004) Brood parasitism in a population of common eider (*Somateria mollissima*). Behaviour **141**:725-739
- Waldeck, P., Andersson, M. (2006) Host-parasite relatedness in a brood-parasitic colonial bird. Journal of ornithology **147**(5): 269-269

- Waldeck, P., Hanssen, S.A., Andersson, M. (2006) Indeterminate laying and flexible clutch size in a capital breeder, the Common Eider. Oecologia **165**(3):707-712
- Waldeck, P., Andersson, M., Kilpi, M., Öst, M., (2008) Spatial relatedness and brood parasitism in a female-philopatric bird population. Behavioral ecology **19**(1): 67-73
- Waldeck, P., Hagen, J.I., Hanssen, S.A., Andersson, M. (2011) Brood parasitism, female condition and clutch reduction in the Common Eider *Somateria mollissima*. Journal of avian biology **42**(3):231-238
- Watson, M.D., Robertson, G.J., Cooke, F. (1993) Egg-laying time and laying interval in the Common Eider. Condor **95**(4):869-878
- Weigmann, C, Lamprecht, J. (1991) Intraspecific nest parasitism in Bar-headed Geese, *Anser indicus*. Animal behavior **41**: 677-688
- Weller, M.W. (1956) A simple field candler for waterfowl eggs. Journal of Wildlife Management **20**:111-113
- Wisenden, B.D. (1999) Alloparental care in fishes. Reviews in fish biology and fisheries **9**(1): 45-70
- Yom-Tov, Y. (1980) Intraspecific nest parasitism in birds. Biological Reviews of The Cambridge philosophical society **55**(1): 93-108
- Yom-Tov, Y. (2001) An updated list and some comments on the occurrence of intraspecific nest parasitism in birds. Ibis **143**(1): 133-143
- Zink, A.G. (2000) The evolution of intraspecific brood parasitism in birds and insects. American Naturalist **155**(3): 395-405